SHOUT
SHARE
IT

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor an der Universität zu Göttingen

Dreiundneunzigster Band

Mit 126 Figuren im Text und 29 Tafeln

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1909

E 157
1

1798

Inhalt des dreiundneunzigsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 29. Juni 1909

Seite

Rudolf Loeser, Beiträge zur Kenntnis der Wimperorgane (Wimpertrichter) der Hirudineen. (Mit 6 Fig. im Text u. Taf. I—III) 1

Al Mrázek, Einige Bemerkungen über das Excretionssystem der Süßwassertricladen. (Mit 5 Fig. im Text) 64

Frederick H. Krecker, The Eyes of Dactylopius. (With Plate IV) . . . 73

Paul Heyder, Zur Entwicklung der Lungenhöhle bei Arion. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Urniere und Niere, des Pericards und Herzens. (Mit 6 Fig. im Text u. Taf. V—VII) 90

Zweites Heft

Ausgegeben den 20. Juli 1909

Paul Steinmann, Untersuchungen an neuen Tricladen. (Mit 3 Fig. im Text u. Taf. VIII) 157

Katharina Samson, Zur Anatomie und Biologie von Ixodes ricinus L. (Mit 18 Fig. im Text u. Taf. IX—XII) 185

C. Dawydoff, Beobachtungen über den Regenerationsprozeß bei den Enteropneusten. (Mit 23 Fig. im Text u. Taf. XIII—XVI) 237

J. Nusbaum und B. Fuliński, Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei Gryllotalpa vulgaris Latr. (Mit 11 Fig. im Text u. Taf. XVII, XVIII) 306

Drittes Heft

Ausgegeben den 24. August 1909

Seite

Otto Steche, Die Leuchtorgane von Anomalops katoptron und Photoblepharon palpebratus, zwei Oberflächenfischen aus dem Malaiischen Archipel. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie der Leuchtorgane der Fische. (Mit 5 Fig. im Text u. Taf. XIX—XXI) 349

Fritz Schimmer, Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung Myrmecophila Latr. (Mit 26 Fig. im Text u. Taf. XXII—XXIV) . . 409

Viertes Heft

Ausgegeben den 12. Oktober 1909

E. Martini, Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. Vergleichend histologischer Teil. IV. Tatsächliches. V. Zusammenfassende und theoretische Betrachtungen. (Mit 21 Fig. im Text u. Taf. XXV u. XXVI) 535

Fr. Bílek, Über die fibrillären Strukturen in den Muskel- und Darmzellen der Ascariden. (Mit Taf. XXVII u. XXVIII) 625

M. Nowikoff, Über die intrapigmentären Augen der Placophoren. (Mit 2 Fig. im Text u. Taf. XXIX) 668

Beiträge zur Kenntnis der Wimperorgane (Wimpertrichter) der Hirudineen.

Von

Oberlehrer **Rudolf Loeser**
aus Homburg v. d. H.

Mit Tafel I—III und 6 Figuren im Text.

I. Einleitung.

Im Jahre 1848 beschrieb C. v. SIEBOLD in seiner »Vergleichenden Anatomie« (48, S. 216) ein »rosettenartiges, viellappiges und farbloses, mit Flimmercilien besetztes Organ« bei *Nephelis* (*Herpobdella*), dem er respiratorische Funktion zuschrieb. Weitere Untersuchungen bestätigten diesen Befund nicht nur für *Herpobdella*, sondern erwiesen auch das Vorhandensein ähnlicher Organe bei verschiedenen andern Hirudineengattungen. Zwar wurde das Vorhandensein dieser Organe nicht sofort allgemein anerkannt, allmählich aber wurde ihr Vorkommen überall nachgewiesen. Es erhoben sich nun jedoch Schwierigkeiten in der Deutung der Organe. Sie sollten der Atmung dienen, der Schleimabsonderung, der Excretion. Letztere Deutung lag nahe bei einem Vergleich mit den Segmentalorganen der Chätopoden; man hatte nämlich »Trichter« gefunden, knollenförmig aufgewundene Ausführgänge, sowie Endblasen.

Die weiteren Untersuchungen stellten nun folgende Fragen zur Diskussion:

1) Öffnen sich die Trichter frei in die Leibeshöhle? 2) Stehen sie in offener Verbindung mit dem Schleifenorgan (Nephridium), das seinerseits mit der Außenwelt kommuniziert?

Zur ersten Frage war noch zu entscheiden: ist der Raum, in den die Trichter münden, als Teil der Leibeshöhle aufzufassen; steht er mit dieser in Verbindung oder gar mit dem Blutgefäßsystem, oder ist er selbst ein Teil des Blutgefäßsystems?

Die zweite Frage bot noch große Unklarheiten und Widersprüche über die Auffassung des Trichterapparates und seine Kommunikation mit dem Nephridium. Namentlich ließen sich, selbst wenn man für die Rhynchobdelliden die Frage beantwortet hielt, die Befunde an Gnathobdelliden nicht ohne weiteres mit diesen vereinigen.

Diese Arbeit soll ein Versuch sein, obige Fragen zu beantworten. Soweit es sich dabei um die Cölom- und Gefäßfrage handelt, kommen allerdings die Ergebnisse der Arbeit nur gelegentlich und nebenher in Betracht, aber diese Frage soll doch nicht übergangen werden, da meine Ergebnisse zum Teil die Ansichten einiger neuerer Autoren bestätigen. Besonders interessieren mußte es ferner, die so mannigfaltig gestalteten Wimperorgane der Rhynchobdelliden und der Gnathobdelliden von einem einheitlichen Gesichtspunkte zu betrachten. Es ergaben sich sogar, begünstigt durch eine gleichzeitige Arbeit von Selensky, sehr wertvolle Parallelen mit den Verhältnissen bei den Gephyreen.

Ich möchte es an dieser Stelle nicht unterlassen, Herrn Prof. Dr. A. Schuberg für die Anregung zu dieser Arbeit, für seine wertvolle Unterstützung mit Rat und Tat, die er mir hat zuteil werden lassen, sowie Herrn Prof. Bütschli für das rege Interesse, welches er bekundete, sowie für freundliche Beihilfe, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

II. Material und Technisches.

Zum Gegenstand der Untersuchung wurden gewählt: drei Gnathobdelliden: *Hirudo medicinalis* Lin., *Haemopis sanguisuga* Lin. (*Aulastoma gulo* Moquin Tandon 1846, *Aulastomum gulo* Polonio 1860) und *Herpobdella atomaria* Carena (*Nephelis atomaria* Moquin Tandon 1826), sowie vier Rhynchobdelliden: drei Species der Gattung *Glossiphonia*, nämlich *Gl. stagnalis* Lin. (*Clepsine bioculata* Carena 1820), *Gl. complanata* Lin. (*Hirudo sexoculata* Bergmann) und *Gl. heteroclita* Lin., ferner eine Species der Gattung *Hemiclepsis* Vejdovský: *H. marginata* O. F. M. (*Hirudo marginata* O. F. M.).

Während die medizinischen Blutegel aus Zuchtanstalten in Hildesheim und Eichstetten am Kaiserstuhl bezogen wurden, stammten die übrigen Arten aus dem Neckar, bzw. einem kleinen Teich bei Handschuhsheim.

Die Untersuchung selbst geschah teils am lebenden Material, teils an fixiertem. Als Konservierungsflüssigkeiten dienten: 96%iger

Alkohol, konzentrierte Sublimatlösung, kalt oder heiß, Sublimat-Essigsäure, Pikrin-Schwefelsäure, $^1/_4$—1%ige Lösung von Osmiumsäure und schließlich Chrom-Osmium-Essigsäure. Hierbei ergaben besonders die Osmiumgemische zur Darstellung von Wimpern, Zellgrenzen und -Strukturen gute Resultate, zeigten aber die bekannten Schwierigkeiten für die Färbung. Diese Mittel wurden teils direkt angewendet, teils wurden die Tiere vorher durch schwachen (10—15%igen) Alkohol, eine ungefähr 5%ige Lösung von Chloralhydrat oder durch Chloroformwasser betäubt. Erwies es sich als nötig, einige Organe, z. B. Hoden von *Hirudo*, frei zu präparieren, so geschah dies bei lebenden Tieren stets unter $^3/_4$%iger Kochsalzlösung. Dies gestattete auch ein längeres Beobachten der Wimper- und Blutbewegung am lebenden Objekte.

Die fixierten Tiere wurden verschiedenen Färbungen unterworfen. Zur Verwendung gelangten: Delafields Hämatoxylin, allein oder kombiniert mit Eosin, ferner — als besonders geeignet zur Färbung im Block — $^1/_{10}$%iges wässeriges Hämatoxylin, ungefähr 24 Stunden, darauf $^1/_{10}$%ige Kaliummonochromatlösung etwa die gleiche Zeit. Die letzte Färbung ergibt auch nach Osmiumbehandlung sehr schöne Bilder. Für Totalpräparate wurde auch Alaunkarmin verwandt.

Paraffinschnitte wurden entweder ungefärbt auf dem Objektträger nach der von Schuberg (diese Zeitschr. Bd. LXXIV, 1903, S. 194) angegebenen Methode mit Dahlia, Tannin und Brechweinstein behandelt, oder im Stück mit Boraxkarmin vorgefärbt. Die Nachfärbung erfolgte dann entweder ebenfalls im Block nach dem oben beschriebenen Verfahren mit Hämatoxylin-Kaliummonochromat oder auf dem Objektträger mit Bleu de Lyon, eventuell noch mit Bismarckbraun, welches sich als Differenzfarbe für Botryoidzellen geeignet zeigte, oder mit Osmiumsäure, die nachträglich mit Holzessig reduziert wurde.

Die schönsten Kontrastfärbungen wurden erzielt mit einer Lösung von 0,5 g triphenylrosanilintrisulfosaurem Natrium und 0,25 g Pikrinsäure in 100 ccm Wasser, versetzt mit der 49 fachen Menge einer konzentrierten, wässerigen Pikrinsäurelösung (Blochmannsche Lösung). Hier zeigten sich Epithelien und Muskeln grün, Nephridialzellen gelblich und das Bindegewebe blau gefärbt. Gerade zur Auffindung und Erkennung des letzteren leistete diese Methode unschätzbare Dienste. Bilder von noch größerer Klarheit wurden erzielt, wenn zu dieser Färbung Präparate verwendet wurden, welche mit etwa $^1/_2$%iger Osmiumsäure und Holzessig vorbehandelt waren, da hierdurch die Zellgrenzen sehr deutlich erkennbar wurden, selbst in Geweben, die bei andern Färbungen den Eindruck eines Syncytiums machten.

Zur Untersuchung einiger feineren Einzelheiten wurden auch Schnittfärbungen mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin angefertigt.

Macerationspräparate dienten zum Studium einzelner Zellelemente. Sie wurden hergestellt durch Schütteln von Organen, welche mit Sublimat fixiert waren und dann auf dem Wasserbade bis zum sichtbaren Zerfall gekocht wurden[1].

Um eine Übersicht über die Topographie der Tiere zu erhalten, wurden neben den Totalpräparaten 30—100 μ dicke Celloidinschnitte quer, frontal und sagittal angefertigt und mit Boraxkarmin oder Hämatoxylin gefärbt. Zum Aufkleben diente das Linimentum exsiccans Pick[2].

Injektionen mit löslichem Berlinerblau gaben Aufschluß über die Verhältnisse des Blutgefäßsystems und des Lacunensystems, ihre Beziehungen zueinander und zu den Wimperorganen. Zum Injizieren wurde ein Spraygebläse verwandt und sehr fein ausgezogene Glaskanülen, die vorn stumpf- bis rechtwinkelig gebogen waren. Diese Art der Injektion ist angenehmer als die mit der Pravazspritze. Man kann dabei seine Aufmerksamkeit auf die richtige Führung der Kanüle richten, während die andre Hand den Druck regelt. Bei *Hirudo* und *Haemopis* wurde dabei gewöhnlich vom Bauchsinus aus injiziert, ein Verfahren, das allerdings sehr schwierig ist. Hierzu wurde der Sinus an einem Ganglion geöffnet, letzteres nebst einem Teil des Bauchmarkes herausgezogen und abgeschnitten. In den nun freien Raum wurde die Kanüle eingeführt und während der Injektion mit der Pinzette festgehalten. Bei *Herpobdella* und den Rhynchobdelliden wurde die feine Kanüle vorsichtig an der Seite eingestochen und dann ein gewisser Druck auf das Spraygebläse ausgeübt. Sobald man nun mit der Spitze der Kanüle das Seitengefäß ritzt, was sich unter der Lupe sehr leicht kontrollieren läßt, erfüllen sich die Gefäße fast sofort bis in die feinsten Capillaren mit der Injektionsmasse. Es empfiehlt sich hierbei, die Tiere vorher nicht zu betäuben, da sie sich sonst oft unregelmäßig zusammenziehen, hauptsächlich aber, weil sich sonst die Gefäßwandungen, oder wenigstens verschiedene Sphincteren, derart kontrahieren, daß ein Eindringen der Injektionsmasse erschwert, ja unmöglich wird. Die Injektionen selbst wurden unter physiologischer Kochsalzlösung oder noch besser ohne jede umgebende Flüssigkeit ausgeführt, da eine solche durch das Berlinerblau, welches sich in ihr verbreitet, das Beobachten verhindert. Ein Teil der injizierten Tiere wurde — in Paraffin oder Celloidin eingebettet — zu Schnittserien verarbeitet. Die Färbung wurde dann im Stück, gewöhnlich mit Boraxkarmin, vorgenommen. Zum Aufkleben der Schnitte wurde statt Wasser Eiweißglyzerin oder das Linimentum exsiccans verwandt.

---

[1] s. A. Schuberg und O. Schröder, diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904. S. 516 Anm.

[2] R. Fischel, Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. u. f. mikrosk. Technik. Bd. XX. 1903.

III. Historischer Überblick.

Wie oben erwähnt, berichtete v. SIEBOLD im Jahre 1848 in seiner »Vergleichenden Anatomie« (48, S. 216), daß in den »Gefäßblasen« von *Nephelis* (*Herpobdella*), welchen man damals respiratorische Funktion zuschrieb, »ein rosettenartiges, viellappiges und farbloses, mit Flimmercilien besetztes Organ« vorhanden sei. LEYDIG bestätigte dies 1849 nicht nur (49, S. 14) für *Herpobdella*, sondern fand ähnliche Gebilde auch bei *Glossiphonia*. In weiteren Untersuchungen sprach er den Gedanken aus, daß sie zu den Segmentalorganen in einer gewissen Beziehung ständen, d. h. deren innere Enden darstellten. Er neigte zunächst der Ansicht zu, daß diese bewimperten Organe auch bei *Hirudo* und *Haemopis* vorkämen. Später gewann er jedoch die Überzeugung, daß diesen beiden Genera jene innere Öffnung fehle. Auch BIDDER (68) konnte 1868 das Vorhandensein von Wimperorganen feststellen, die er (l. c. S. 33) den »blutbereitenden Organen« von *Piscicola* als analoge Bildungen an die Seite stellte.

GEGENBAUR sprach sich in seinem »Grundriß der Vergleichenden Anatomie« 1870 ähnlich aus wie LEYDIG. In seiner »Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere« jedoch läßt er die Einschränkung auf gewisse Genera fallen und spricht den Hirudineen ohne Ausnahme ein Nephridium zu, welches »eine innere, oft eigentümlich gestaltete und stets bewimperte Mündung besitzt« (01, Bd. II, S. 427). Schon RATHKE (62) hatte übrigens angenommen, daß das rosettenartige Flimmerorgan excretorische Funktion besitze und mit den »Wassergefäßen« in Verbindung stehe.

Einen weiteren Schritt vorwärts in der Kenntnis der besprochenen Organe machte 1880 C. K. HOFFMANN (80), welcher fand, daß bei *Glossiphonia complanata* der Trichter in eine geräumige Tasche oder Höhle mündete, an deren entgegengesetzter Seite die Öffnung des Segmentalorgans wäre; letztere selbst konnte er jedoch nicht wahrnehmen.

Merkwürdig ist nun, daß, nachdem so eine ganze Reihe von Tatsachen durch verschiedene Forscher erkannt war, eine Zeit folgt, in welcher deren Angaben geleugnet werden, so daß diese erst nach längeren

Kämpfen wieder zur Geltung gelangten. LANG nahm in seiner Arbeit über *Gunda segmentata* (81) für die Rhynchobdelliden und für die Mehrzahl der Gnathobdelliden das Vorhandensein von Trichtern an; aber schon O. SCHULTZE bestreitet dies für die größeren Hirudineen und kann sie nur bei *Glossiphonia stagnalis* erkennen (83, S. 83).

VEJDOVSKÝ leugnete dann (1883) ihr Vorkommen überhaupt, soweit es sich um erwachsene Individuen der Genera *Herpobdella*, *Glossiphonia* und *Hemiclepsis* handelt. Obgleich nun BOURNE, der die Trichter anfangs (84) bei *Hirudo* vergeblich gesucht hatte, sie (93) für alle von ihm untersuchten Arten feststellte, und NUSBAUM 1885, entgegen OSKAR SCHULTZE, sie auch für *Glossiphonia complanata* angibt, leugnete VEJDOVSKÝ ihr Vorhandensein bei Rhynchobdelliden noch in einem Brief an BOLSIUS vom 14. April 1891.

Weitere Beobachter haben jedoch die Wimperorgane bei den verschiedensten Hirudineengattungen aufs bestimmteste gesehen. Sie wurden von LEUCKART (96—01 und 93), McKIM (95) und GOODRICH (99) für *Hirudo* und *Haemopis* beschrieben, von BOLSIUS (89, 91, 91a, 92, 94a, 94b, 94c, 97, 99a, 00), GRAF (93, 96, 99), OKA (94), GOODRICH (95, 99), sowie WILLEM und MINNE (99) für *Herpobdella* und die Glossiphoniden. Auch bei verschiedenen andern Blutegeln wurden sie gefunden, so von KOWALEWSKY (99) bei *Haementeria costata*.

Doch nun trat eine andre Frage in den Vordergrund des Interesses: Sind diese Wimpertrichter wirklich als die Endorgane der Nephridien aufzufassen, stehen sie mit diesen in offener Verbindung, ja haben sie überhaupt excretorische Funktion, oder sind sie etwa rückgebildete, funktionslose Organe, oder haben sie eine andre Funktion?

Auf die Ansichten, welche hierüber ausgesprochen wurden, werde ich bei der Beschreibung der einzelnen Arten näher eingehen.

IV. Blutgefäßsystem und Cölom.

Um die Beziehungen der sog. Trichter zum Blutgefäßsystem, bzw. zum Cölom beurteilen zu können, ist zunächst festzustellen, was die blutführenden Hohlräume bedeuten, in denen sich die Wimperorgane befinden. Ich muß mich hier auf kurze historische Angaben beschränken und verweise auf den sehr umfangreichen geschichtlichen Überblick, den E. ARNESEN (04, S. 772 ff.) gibt.

Während die älteren Forscher, wie GRATIOLET (50, 62), MOQUIN-TANDON (46) u. a. bei Hirudineen im allgemeinen nur von Blutgefäßen sprachen, unterschied schon LEYDIG (49) bei *Glossiphonia*, *Piscicola*, *Pontobdella* und *Branchellion* scharf zwischen einem contractilen und einem nicht contractilen Teil des Gefäßsystems.

Auch BOURNE (84) unterschied die echten Blutgefäße von den blutführenden Hohlräumen (Lacunen oder Sinussen) dadurch, daß den ersteren eine Muscularis zukommen sollte, während sie den letzteren fehlte. Er stellte dann auch ein Schema für die Entwicklung des Blutgefäßsystems in dem Hirudineenstamme auf. Die primitivste Form des Apparates zeigt nach ihm *Pontobdella*, bei welcher er (l. c. S. 455 ff.) vier Längsblutgefäße beschreibt: zwei laterale, ein dorsales und ein ventrales, jedes in einer Lacune eingeschlossen. Bei den Glossiphoniden sind diese Längslacunen noch in der Vierzahl vorhanden, dagegen die lateralen Gefäße geschwunden. Bei den Gnathobdelliden dagegen sind die lateralen Gefäße erhalten, wogegen ihre Lacunen fehlen, die dorsale und ventrale Lacune sind vorhanden, die medianen Gefäße fehlen dagegen. Bei *Herpobdella* endlich ist auch die dorsale Lacune geschwunden, und die Hauptstämme des Gefäßsystems werden nur durch die seitlichen Längsgefäße und die ventrale Lacune repräsentiert.

Daß BOURNE annahm, das Vorhandensein einer Muscularis sei das Kriterium für die Gefäßnatur einer Blutbahn, hat die größte Verwirrung angerichtet.

LEUCKART hatte schon 1863 (S. 667) die Ansicht ausgesprochen, daß nur die beiden ursprünglichen Mediangefäße eigentliche Blutgefäße seien, die übrigen Gefäßräume dagegen Cölomreste. Er hatte dies für alle Hirudineen richtig erkannt und diese Auffassung auch 1886 vertreten. Ihm galt das Vorhandensein einer Muscularis nicht als entscheidend dafür, ob es sich bei einer Blutbahn um ein echtes Gefäß oder um Reste der Leibeshöhle handelte. Er betrachtete deshalb z. B. den muskulösen Bauchsinus von *Hirudo* richtig als Sinus und sagt von dem Dorsalsinus dieses Tieres, daß er »gewöhnlich als Rückengefäß bezeichnet wird« (86, S. 675). Er sah also auch in Blutbahnen mit muskulöser Wand unter Umständen Sinusse. Daß diese Auffassung richtig ist, lehrt die Betrachtung von Schnitten durch beliebige Hirudineen, wo sich überall Hohlräume unzweifelhaft cölomatischer Natur finden lassen, deren Wand eine Muscularis besitzt.

BOURNE hielt die lateralen Blutbahnen, insofern sie contractil sind, für echte Gefäße. BÜRGERS (91, 94) embryologische Untersuchungen hatten gezeigt, daß bei *Hirudo* der ventrale Sinus, sowie die Perinephrostomialsinusse (d. h. die Räume, in denen die Organe, welche man als Nephrostomen ansah, liegen) und die von ihnen abzweigenden Äste cölomatischer Natur sind.

Wenn nun die »Lateralgefäße« und der Ventralsinus von *Hirudo* in Verbindung standen, so handelte es sich um eine offene Kommunikation von Cölom und Gefäßsystem, die um so merkwürdiger war, als sie nicht einmal allen Hirudineen zukam, sondern nur den Gnathobdelliden. Denn für Glossiphoniden und Ichthyobdelliden war die Trennung von Cölom und Gefäßsystem unzweifelhaft (Oka, 94, Johansson, 96). Goodrich (99) und Sedgwick (98, S. 517 u. 519) war deshalb eine Kommunikation des Ventralsinus mit den »Lateralgefäßen« von *Hirudo* sehr unwahrscheinlich erschienen. Erst auf Grund sehr sorgfältiger Injektionen nahmen sie an, daß diese Kommunikation tatsächlich durch einen Capillarenplexus bewerkstelligt werde. Dieser Beweis für eine Kommunikation des Cöloms mit dem Gefäßsystem war aber falsch: Das was Goodrich und Sedgwick, gestützt auf Bourne, für Gefäße annahmen, sind tatsächlich Cölomräume mit muskulöser Wand.

Eine offene Verbindung des Cöloms mit dem Blutgefäßsystem besteht nicht.

Schon 1878 behauptete Whitman (78) bestimmt, daß auch bei den Hirudineen das Blutgefäßsystem ein in sich geschlossenes sei.

Saint-Loup stellte dann 1884 (84, S. 69/70) mit Hilfe von Injektionen fest, daß zwar bei *Hirudo* und *Haemopis* eine Kommunikation der Seitengefäße und Mediansinusse bestehe, daß dagegen bei den Glossiphoniden eine Verbindung der Blutgefäße und der Sinusse vollständig fehle. In ähnlichem Sinne äußerten sich ferner Kowalewsky (96), Cuénot (97), Oka (94, 02) und Johansson (92). Kowalewsky beschrieb bei *Acanthobdella peledina* ein Blutgefäßsystem, das getrennt von der Cölomhöhle ist und rotes Blut führt. Er stellte auch durch Injektionen mit karminsaurem Ammoniak und Lackmus fest, daß der Inhalt des Lacunensystems stark alkalisch reagiert, während das Blut schwach sauer ist (l. c. S. 776). Für *Piscicola* und *Calobdella* leugnete Johansson (96, S. 87) eine Kommunikation des ventralen und dorsalen Gefäßes mit der Cölomhöhle. Oka hatte schon in seiner ersten Arbeit (94) die völlige Trennung von Gefäß- und Lacunensystem bei *Glossiphonia* (*Clepsine*) behauptet. In seiner »Vorläufigen Mitteilung über das Blutgefäßsystem der Hirudineen« unterzog er die früheren Anschauungen einer gründlichen Revision. Er bestritt zunächst das Vorhandensein der von Bourne (84, S. 459) für *Pontobdella* behaupteten »remnants of a lateral sinus which surrounded the lateral vessel«. VAILLANT (70) hatte diese Reste eines Seitensinus bei *Pontobdella* nicht beobachtet, und auch OKA gelang es nicht, sie zu finden (02, S. 55). Letzterer fand auch bei Glossiphoniden — ähnlich wie KOWALEWSKY — Verschiedenheiten zwischen dem Inhalt der Gefäße und der Sinusse und schreibt hierzu: »daß die Blutflüssigkeit von der Lacunenflüssigkeit durch verschiedene Färbung zu unterscheiden ist, spricht für die Unwahrscheinlichkeit einer solchen Kommunikation«.

Seine Ansichten legt OKA in drei Sätzen dar, deren zweiter und dritter lauten: 2) »Ein eigentliches Blutgefäßsystem besitzen nur die Glossiphoniden und Ichthyobdelliden. Dasselbe ist vollkommen geschlossen und im allgemeinen wie das Blutgefäßsystem der Chätopoden gebaut. Was man bei Gnathobdelliden und Herpobdelliden Blutgefäße nannte, sind bloß gefäßartige Teile der Leibeshöhle. 3) Die Ichthyobdelliden stellen gewissermaßen ein Übergangsstadium zwischen den Glossiphoniden und den Gnathobdelliden dar, indem bei ihnen sowohl das wirkliche Blutgefäßsystem, als die gefäßartigen Seitenkanäle (d. h. Lacunen) vorhanden sind« (02, S. 59).

Diese Sätze decken sich auch fast völlig mit den von CUÉNOT (97, S. 459) ausgesprochenen Ansichten und den jüngsten Untersuchungen von E. ARNESEN (04). Für *Piscicola* im besonderen wurden sie in neuester Zeit von SELENSKY (07, S. 33 ff.) bestätigt.

Das Blutgefäßsystem der Hirudineen stimmt also im allgemeinen mit dem der Chätopoden überein. An echten Blutgefäßen sind nur ein Dorsal- und ein Ventralgefäß vorhanden. Aber auch hier können statt ihrer Sinusse von gefäßartigem Charakter auftreten, wie der Ventral- und Dorsalsinus der Gnathobdelliden. Die lateralen Blutbahnen sind unter allen Umständen Cölomreste, ob sie nun mehr lacunär sind wie bei Glossiphoniden oder von gefäßartigem Habitus wie bei Gnathobdelliden und Ichthyobdelliden.

Eigne Beobachtungen.

Die Injektionen, welche auch Aufschlüsse über das Blutgefäßsystem der untersuchten Hirudineen ergaben, wurden zunächst von einem andern Gesichtspunkte aus unternommen. Da nämlich die Wimperorgane, welche ja in blutführenden Hohlräumen liegen, von verschiedenen Autoren als Nephrostome angesprochen werden, so müßte, bei einer vorhandenen offenen Kommunikation, die Injektionsmasse durch das Blutgefäßsystem in die »Trichter« und von da in die Nephridien gelangen.

Die bluterfüllten Räume, in denen bei den Gnathobdelliden die Wimperorgane liegen, stehen durch kurze, ziemlich weite Queräste mit dem Bauchsinus in Verbindung. Von diesen aus injizierte ich dann auf Rat von Prof. Dr. Schuberg, der selbst auf diese Weise schon gute Resultate erzielt hatte. Die Methode wurde oben näher beschrieben. Injektionen, die nach Goodrich (99, S. 481) vom Seitengefäß aus unternommen wurden, und solche von der »Dorsallacune« aus, ergaben nur geringen Erfolg. Es wurden deshalb weiterhin nur Injektionen vom Bauchsinus aus angewandt. Die Tiere wurden lebend injiziert, nicht etwa schon teilweise maceriert, wie es einige Forscher — Gratiolet (1849), Jaquet (85, S. 300) — getan haben. Das Berlinerblau drang dann bis in die als Äste der Seitengefäße angesprochenen Blutbahnen. Die Bilder gleichen den von Goodrich (40, Fig. 3) dargestellten bis auf einige Details, wie die Form der Perinephrostomialsinusse, auf die ich später noch zu sprechen kommen werde. Goodrich schien ja durch seine Injektionen der Beweis einer Kommunikation des Blutgefäßsystems und der Leibeshöhle erbracht (99, S. 491), da er mit Bürger die ventrale Blutbahn als Sinus, die lateralen als echte Gefäße auffaßte.

Wurde bei *Herpobdella* die Kanüle am »Seitengefäß« eingestochen, so wurde fast gleichzeitig mit den Capillaren auch der Ventralsinus von der Injektionsmasse erfüllt. Ein solches Präparat stellt Fig. 11, Taf. II dar. Die Zeichnung läßt die lateralen Gefäße (*LS*), die Gefäßblasen (*A*), latero-dorsalen und latero-ventralen Gefäße erkennen, den Capillarplexus, der den Darm (*D*) umspinnt und schließlich den ventralen Sinus (*V.S.*). Dieser steht durch »Gefäße« (*l*), die sich besonders in der Höhe der Ganglien befinden und durch ihre Stärke hinreichend kenntlich sind, mit den Lateralgefäßen in Verbindung. Auch Fig. 12, Taf. II gibt diese Verhältnisse wieder. Sie ist aus einer Anzahl von Schnitten kombiniert, zeigt also verschiedene Blutgefäße in einer Ebene, die tatsächlich mehr oder weniger schräg verlaufen, wie aus der oben genannten Figur ersichtlich ist. Eingehender sind die Verhältnisse durch Jaquet (85) dargestellt worden.

Bei den besprochenen Herpobdelliden und Gnathobdelliden drang also das Berlinerblau in sämtliche blutführenden Hohlräume ein. Ganz anders dagegen verhielt sich *Hemiclepsis marginata*. Die Tiere wurden nach der Injektion mit Sublimat-Essigsäure getötet und dann mit Boraxkarmin durchgefärbt. Auf den 30 μ dicken Schnitten, die angefertigt wurden, zeigt sich folgendes Bild. Das Lacunensystem, zu welchem ja auch die Lateralsinus gehören, in denen der Einstich erfolgte, war vollkommen mit Berlinerblau erfüllt. In das ventrale und dorsale Gefäß dagegen war keine Spur der Injektionsmasse eingedrungen. Der Abschluß des Gefäßsystems gegen das Lacunensystem muß ein ganz vollständiger sein, denn bei der Menge von Injektionsmasse, die in die Lacunen eingedrungen war, müßte — falls eine Kommunikation vorhanden wäre — wenigstens ein Teil auch in die Gefäße eingedrungen sein.

Leider war es mir nicht mehr möglich, auch Injektionsversuche an Ichthyobdelliden zu unternehmen. Ich glaube aber, daß sich diese ebenso leicht bewerkstelligen lassen, wie bei Glossiphoniden.

Es müßte nach dem Vorgetragenen also ein sehr tiefgehender anatomischer Gegensatz bestehen zwischen den Gnathobdelliden und Herpobdelliden einerseits und den Glossiphoniden anderseits, indem bei den ersteren Cölom und Blutgefäßsystem in Verbindung stehen, bei letzteren dagegen nicht. Als einziges Unterscheidungsmerkmal für das Gefäßsystem und die Leibeshöhle soll dabei das Vorhandensein oder Fehlen einer Muscularis dienen. Dieses Kriterium allein kann wohl aber nicht als genügend gelten, und die darauf gestützten Schlüsse bedürfen vor allem entwicklungsgeschichtlicher Bestätigung. Aber auch die embryologischen Untersuchungen liefern für das Vorhandensein echter Gefäße bei den Gnathobdelliden und Herpobdelliden keine sicheren Beweise, sondern eher für das Gegenteil. Daß die Seitenstämme der Gnathobdelliden keine echten Gefäße sind, dafür spricht auch der Umstand, daß Bürger (94, S. 447) keinen Beleg finden konnte »dafür, daß sich in den die beiden Blutgefäße anlegenden Spalten Reste der Furchungshöhle erhalten«. Auch für *Herpobdella* erscheint ihm dies nur »wahrscheinlich«. Auch die Embryologie ergibt also keinen entscheidenden Beweis für die Gefäßnatur dieser Lateralgefäße. Wir halten es also mit Johansson, Oka und Arnesen für sicher, daß die Seitenstämme der Gnathobdelliden keine echten Gefäße sind, sondern Teile der Leibeshöhle mit muskulösen Wänden.

Wenn ein echtes Blutgefäßsystem bei diesen Gruppen fehlt, so kann von der Kommunikation eines solchen durch Wimperorgane und Nephridien mit der Außenwelt natürlich keine Rede sein. Die einzigartige Ausnahmestellung, welche bei der Annahme einer solchen Kommunikation diesen beiden Familien, nicht nur gegenüber den Glossiphoniden und Ichthyobdelliden sondern gegenüber allen übrigen Tieren eingeräumt würde, muß also aufgegeben werden, selbst wenn eine Kommunikation der Nephridien mit den betreffenden blutführenden Räumen sicher erwiesen wäre. Daß jedoch auch dies nicht der Fall ist, wird aus den nachfolgenden Untersuchungen hervorgehen.

V. Das Wimperorgan.

A. Untersuchungen an Glossiphoniden.

1. Die Kapsel und ihre Beziehung zur Leibeshöhle.

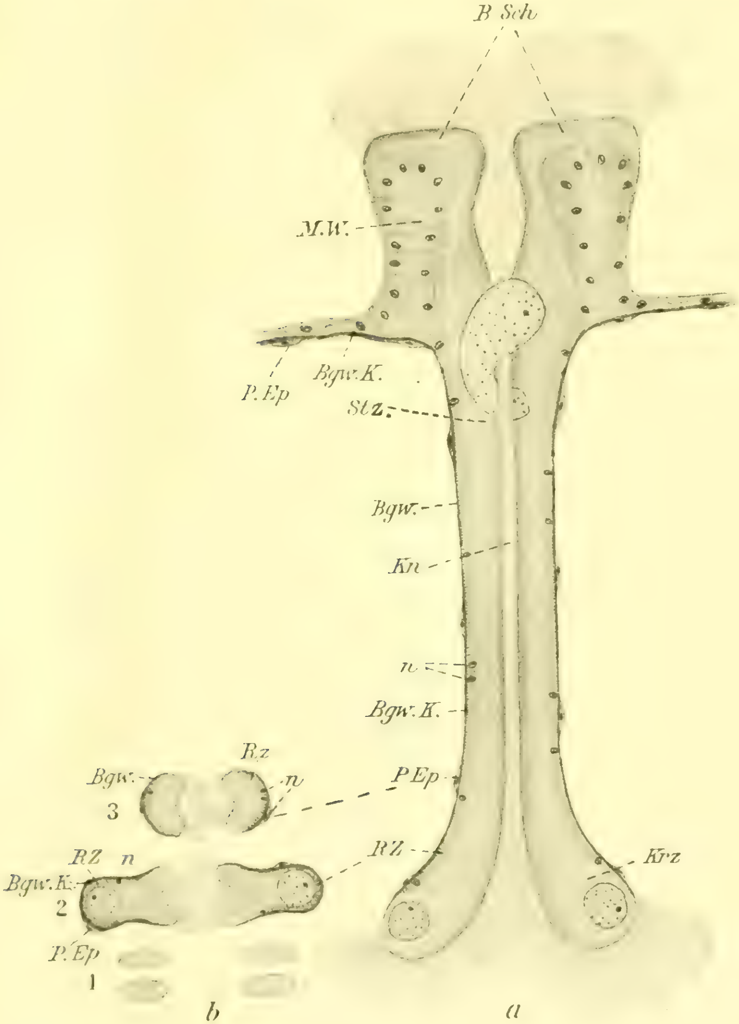
Die Wimperorgane der Glossiphoniden (Clepsinen) sind segmental angeordnete Körper. Ihr wesentlicher Bestandteil ist der »Trichter«, welcher mit seinem freien Ende in die Cölomhöhle hereinhängt, mit seinem proximalen dagegen an der Wand eines kugeligen Körpers, der »Kapsel« befestigt ist. Gegenüber dieser Befestigungsstelle ist der Anfangs- oder drüsige Teil des Nephridiums zu erkennen. Die Kapsel ist als ein Teil des Wimperorgans anzusehen, aus Gründen, die weiter unten eingehender zu erörtern sind. Wegen ihrer Funktion ist sie hauptsächlich zu diesem zu rechnen und nicht zum Excretionsorgan, wie es die meisten Autoren getan haben. Nur Bolsius hat Wimperorgan und Nephridium völlig voneinander getrennt und dies so nachdrücklich getan, daß einige seiner Gegner daraus entnahmen, er leugne überhaupt das Vorhandensein der Wimperorgane.

Über die Lage des Wimperorgans im Körper des Tieres gibt am besten Fig. 1 Aufschluß. Sie stellt einen Querschnitt von *Glossiphonia complanata* dar. Unter dem Darm (*D*) ist der Mediansinus (*V.S*) zu erkennen, in dem das Nervensystem (*N.S*) und das Ventralgefäß (*V.G*) liegen. Beiderseits von dem Mediansinus findet sich eine Kapsel (*Kp*). Aus der rechten sieht man einen Wimpertrichter (*W.O*) im Längsschnitt in die Sinus hineinhängen, während links die Endlappen des Trichters senkrecht zur Achse des Kanals getroffen sind.

Das Wimperorgan oder der Trichter hat eine Form (s. Textfig. 1), die sich mit Hofmann (80) am besten mit einer »zweilippigen Blumenkrone« vergleichen läßt, etwa bis auf den gekerbten Rand mit einer Blüte von Lonicera. Den Hauptbestandteil des Organs bilden drei große Zellen: die Stielzelle (*Sz*) und die beiden Kronzellen (*Krz*). Alle drei bilden ein Syncytium, an dem — entgegen Graf (99, Textfig. 6 auf S. 250) — Zellgrenzen nicht zu bemerken sind, auch nicht nach Behandlung mit Osmiumsäure, die sonst die Grenzen scharf hervortreten läßt. Die drei Zellen werden nur durch ihre Kerne charakterisiert.

Die Stielzelle stellt einen Schlauch dar, dessen Lumen etwa

$^{1}/_{4}$—$^{1}/_{5}$ des Durchmessers des ganzen Stieles erreicht. Mit ihrem einen Ende ragt sie in die Kapsel, das andre flottiert frei in den Ventralsinus und trägt hier die beiden Kronzellen (*Krz*). Diese divergieren gegen das freie Ende mehr oder weniger und sind am Außenrande leicht nach außen umgebogen. Der intracelluläre Kanal (*Kn*) der Stielzelle (*Stz*) setzt sich als Rinne auf die beiden Kronzellen fort, auf denen er bis



Textfig. 1.

Trichter von *Glossiphonia* spec. im Längsschnitt (schematisch). Der Kern der Stielzelle ist als Körper, nicht als Schnitt eingezeichnet.

zur Umbiegungsstelle verläuft und dort verstreicht. Betrachtet man das ganze Organ im Längsschnitt, so kann man die Rinnen bis etwas unter den Kern der Kronzellen verfolgen. Eine zweite Rinne — die »Querrinne« —, »la gouttière transversale« von Bolsius (94c, Fig. 4*A*) — zieht senkrecht zu den Längsrinnen hin und entsteht dadurch, daß die Kronzellen als Fortsetzungen der Stielzelle langsam divergieren (Fig. 1 und Textfig. 1*b*, 1—3).

Das Studium der Zellenform des Wimperorgans wird wesentlich erschwert durch die äußerst variable Lage, die es in Beziehung zu den andern Organen in der Leibeshöhle einnimmt. Die Trichter selbst öffnen sich im allgemeinen in den Ventralsinus. Die Stiele hängen meist frei von der Kapsel weg in den Sinus hinein. Ich konnte aber bei *Glossiphonia complanata* Fälle beobachten, wo sich der Stiel zur Dorsalseite des Tieres wandte und der Trichter dorsal vom Darm mündete. Das war sowohl bei einem jungen Tiere, als bei einem erwachsenen Exemplare der Fall, und zwar beide Male in der Vorderregion des Tieres, wo die Geschlechtsorgane und ihre Ausführgänge einen großen Raum ventral vom Darme beanspruchen. Sie zwingen hierdurch das Wimperorgan, sich zur Rückenseite zu wenden.

Dieser Fall ist um so interessanter, als Graf (99, S. 260 ff.) der Lage der Trichter ein ganzes Kapitel widmet und dabei Verschiedenheiten für die von ihm untersuchten Species dartut. Eine verschiedenartige Lage bei derselben Species, ja bei demselben Tiere wurde dagegen bis jetzt nur einmal von Lang gelegentlich seiner *Gunda*-Arbeit erwähnt. Diese Beobachtung scheint aber ganz in Vergessenheit geraten zu sein.

Sonst »hängt« im allgemeinen das Organ in den Ventralsinus herab, und die Trichter öffnen sich in der Nähe des Bauchmarks und des Ventralgefäßes. Dieses »Herabhängen« bringt es aber mit sich, daß das Organ durch die Flüssigkeit der Lacune hin- und herbewegt, ja auch gedreht wird, wobei überdies noch die Kronzellen ihre relative Lage zum Stiele ändern können. Der Winkel, welchen die Kronzellen mit dem Stielkanal bilden, kann dabei für beide Kronzellen ein verschiedener sein. Flächen- und Sagittalschnitte ließen erkennen, daß in der Mehrzahl der Fälle die eine der Kronzellen gegen das Vorderende, die andre gegen das Hinterende des Tieres gekehrt ist. Dies wird wohl die normale Lage sein. Ziemlich häufig findet man aber auch die beiden Kronzellen in die Querachse des Tieres eingestellt. Ein solcher Fall ist auch in Fig. 1 (rechts *W.O*) wiedergegeben. Die Kronzellen wären sonst darauf gar nicht zur Darstellung gelangt, da der Schnitt gerade durch die Querrinne ging. Diese Änderung ist übrigens das einzige, was aus einem andern Schnitte übernommen wurde. Der oben erwähnte Grund ließ diese Kombination gerechtfertigt erscheinen.

Der Stiel kann so weit nach vorn und hinten umgebogen werden, daß auf Querschnitten durch das Tier Querschnitte der Kronzellen entstehen. Solche sind in Fig. 1 (links, bei *W.O*) und auf Textfig. 1*b*, 1—3 abgebildet.

Doch nicht immer sind die Wimperorgane so frei beweglich. Liegen sie an Stellen, an denen der Sinus stark eingeengt ist, so können die Bindegewebszüge benachbarter Organe an sie herantreten und sie in gewissem Grade fixieren. Über solche Fälle werde ich später noch zu berichten haben.

Ehe wir uns nun zu einer Besprechung der Struktur des Wimperorgans wenden, ist es zweckmäßig, erst die Kapseln näher zu betrachten. Es sind dies mehr oder weniger kugelige, von einer stärkeren Bindegewebsschicht umschlossene Räume, welche, mit den Hoden alternierend, etwas seitlich von der Medianlinie liegen. Ventral und lateral sind sie fast stets in das Körperparenchym eingebettet. Medianwärts dagegen grenzen sie an den Ventralsinus, der sich oft noch bis über ihre Dorsalseite hin erstreckt. Bindegewebszüge, die vom Darm kommen, ziehen durch den Sinus zur Dorsalseite der Kapsel (s. Fig. 1). Die Kugelgestalt der Kapseln wird öfters durch dorsoventrale Muskelzüge beeinträchtigt, die so dicht an ihnen verlaufen, daß ihre nach außen gewölbte Wand nach innen vorgetrieben wird, wobei auf ihrer Oberfläche eine tiefe Rinne entsteht. Andre Deformationen entstehen dadurch, daß die Kapseln durch die prall gefüllten Hoden an der Vorder- oder Hinterseite calottenförmig eingedrückt werden. Umgekehrt können auch die Kapseln an weniger stark gefüllten Hoden ähnliche Eindrücke hervorrufen. Wegen der beiden letztgenannten Deformationen erhält man auf Querschnitten häufig Bilder, auf welchen in der Kapsel eine Scheibe erscheint, die nach ihrem Inhalt an Spermatocyten deutlich als ein Teil eines Hodens zu erkennen ist. Die Kapsel bildet dabei auf den betreffenden Schnitten einen Ring um die Hodenscheibe, der klein und kleiner wird und schließlich verschwindet. Dringt dagegen die Kapsel in den Hoden ein, so erhalten wir natürlich ein entsprechendes umgekehrtes Bild.

An ihrer Innenfläche ist die Kapsel von flachem Epithel ausgekleidet. Bei jugendlichen Formen ist es — wie es auch Oka (94, Fig. 13) abbildet — ein zusammenhängender gleichmäßiger Belag ohne scharfe Zellgrenzen (Fig. 2 *Ep*). Bei älteren Individuen werden die Zellen allmählich voneinander getrennt, indem sie wohl durch das Wachstum der Kapsel auseinander gezogen werden. Nur hin und wieder ist dann auf Schnitten ein Zellkern an der Innenwand der Kapsel zu erblicken, dessen umgebendes Plasma stark abgeplattet ist (s. Fig. 3 *Ep*). Das Epithel der Kapsel nimmt schließlich denselben Charakter an, den SCHUBERG (99) für das der Hoden von *Hirudo* und *Haemopis* (*Aulastoma*) beschrieb. Die Differenzfärbung mit BLOCHMANNscher Lösung ließ die flachen, grünen Epithelzellen deutlich von der blauen bindegewebigen Kapselhülle unterscheiden. Es kann sich hier nicht um nachträglich angelagerte Zellen des Kapselinhalts handeln, von denen später noch die Rede sein wird. Das erwähnte Epithel ist GRAF entgangen, der (99, Fig. 6 u. 9) schematische Bilder bringt, welche das Entstehen der Kapsel (des Receptaculum excretorium nach ihm) aus einer einzigen Zelle dartun sollen. Die Außenseite der Kapsel ist von dem Peritonealepithel des Cöloms überkleidet (Fig. 3 *P.Ep*). Auch dieses besteht aus ganz flachen Zellen mit Kernen.

2. Das Wimperorgan.

Etwas der Dorsalseite genähert, entspringt der sog. Trichter von der medianen Kapselwand. Seine Form wird hauptsächlich durch die Stielzelle und die beiden Kronzellen bestimmt. Die Stielzelle stellt außerhalb der Kapsel eine cylindrische Röhre dar. Sie wird von einem intracellulären Kanal durchzogen (Textfig. 1 und Fig. 3 *Kn*). Kurz nach ihrem Eintritt in die Kapsel verbreitert sich die Zelle bedeutend; hier liegt ihr Kern. Er ist sehr groß und etwa nierenförmig, mit einem etwas stärker verdickten Ende. Letzteres ist in der erwähnten Verbreiterung der Stielzelle eingelagert. Der Kern umfaßt den intracellulären Kanal der Zelle und ragt mit seinem unverdickten Ende etwas über die Kapsel hinaus (s. Textfig. 1).

Nach GRAF (99, S. 286) krümmt sich bei *Gl. phalera* der Kern der Stielzelle um den Stielkanal. Diese Krümmung wird dort halbmondförmig genannt; in den von mir beobachteten Fällen ist sie schraubig. Für andre Arten gibt GRAF nichts ähnliches an. Er schließt aus der erwähnten Krümmung, daß der intracelluläre Kanal vielleicht durch Zusammenkrümmung und Verwachsung der Zellränder einer flachen Zelle entstanden sei.

Das Hineinragen des Kernes in den freien Teil der Stielzelle, verbunden mit seiner Krümmung, mag BOLSIUS (94c, S. 13) veranlaßt haben, für *Glossiphonia complanata* je einen Kern für den Stiel und für den Fuß der Stielzelle anzugeben. Als »pied« bezeichnet er dabei den Teil der Stielzelle, der in der Kapsel liegt.

Nach innen von der durch den Kern hervorgerufenen Anschwellung der Stielzelle wird deren Wand sehr dünn, während sich der intracelluläre Kanal stark ausbaucht. Hierauf folgt plötzlich an der Mündung der Zelle in die Kapsel eine sehr starke scheibenartige Verbreiterung der Zelle. Diese Scheibe trägt auf ihrer freien Seite Cilien, welche sich durch den ganzen Kanal der Zelle hin fortsetzen. Bis etwa zur Mitte des Kanals sind sie gegen die Kapsel, von da ab gegen das freie Ende des Wimperorgans gerichtet. Hier setzen sich die Wimpern auf die Kronzellen fort und sind an der Längs- und an der Querrinne stark entwickelt. Die Grenze der Bewimperung ist der schon erwähnte Umschlag der Kronzellen.

Das Protoplasma der Stielzelle ist sehr feinwabig, so daß es selbst bei starken Vergrößerungen fast homogen erscheint. Nur die Stellen, welche Cilien tragen, also die dem Kanal zugekehrten Grenzen, und die freie Seite der Fußscheibe, färben sich etwas dunkler. Um den Fuß erhebt sich ein Wulst, der ihm Halt an der Kapselwand gibt. Diesen Mündungswulst (Fig. 3 und Textfig. 1 *M.W*) hat auch Bolsius gesehen, aber nicht ganz richtig abgebildet (94c, Fig. 5. 12. 15). Leuckart, der ihn ebenfalls bemerkte, gibt von ihm folgende merkwürdige Beschreibung (93. S. 328): »Von dem zapfenartig hervorragenden Wurzelende aus sieht man die Substanzmasse des Trichters in Form eines dünnen und gefäßhaltigen Überzuges eine Strecke weit an der Innenfläche der Kapsel hinziehen.« Von der unregelmäßigen Streifung des Protoplasmas schreibt er (01, S. 725): »Sie hat die gleiche Beschaffenheit, zeigt an der Außenwand unverkennbare, wenn auch nur wenig scharfe Rindenstäbchen . . . und wird schließlich sogar . . . von zarten Gefäßen durchzogen, die sowohl in der Längsrichtung des Stieles hinlaufen, wie auch im Umkreis des kanalartigen Innenraumes ein förmliches Netzwerk bilden.« Graf bildet den Mündungswulst nicht ab; er paßt nicht in seine Erklärung des Receptaculum excretorium.

Der Mündungswulst ist in Fig. 3 *M.W* deutlich zu erkennen. Er besteht aus einem Syncytium mit zahlreichen eingelagerten Kernen, das sich dunkler und ungleichmäßiger färbt als die Stielzelle. Dies Syncytium geht in das Kapselepithel über, das zunächst noch aus zusammenhängenden Zellen besteht, in größerer Entfernung vom Mündungswulst dagegen in zerstreut liegende Zellen aufgelöst ist. Auf günstigen Schnitten — Fig. 3 und 4 — läßt sich feststellen, daß die Kerne zum Teil an der freien Seite des Mündungswulstes liegen, zum Teil nach der Seite, welche an die Stielzelle grenzt. Diese Grenze selbst ist an der verschiedenen Struktur des Protoplasmas gut zu erkennen, jedoch nicht so beschaffen, daß man von einer »scharfen« Zellgrenze sprechen könnte.

Verfolgen wir die Stielzelle beim Verlassen der Kapsel, so sehen wir, daß sie eine äußere Zone besitzt, die fein radiär gestreift ist, während die innere Zone homogen erscheint. Die erstere wurde schon von früheren Autoren beobachtet und abgebildet, so von Graf (99, Fig. 26) u. a. Sie wurde von diesen Forschern als ein Teil der Stielzelle selbst angesehen. Dies kann jedoch aus zwei Gründen nicht geschehen. Man findet nämlich in dieser gestreiften Zone von Zeit zu Zeit kleine Kerne (*N*), die mit ihrer Längsachse in die Richtung der Streifen eingestellt sind. Die Streifung ist deutlich zu erkennen, von dem Punkte ab, wo der Stiel die Kapsel verläßt. An dieser Stelle läßt sich aber auch bestimmt feststellen, daß die radiär gestreifte Zone ohne wahrnehmbare Grenze in das Syncytium des Mündungswulstes übergeht. Bisweilen ist auch in dem letzteren noch eine Andeutung der Streifung zu erkennen, wie es in Fig. 3 an der Umbiegungsstelle unterhalb des Kernes zu sehen ist. Auch Querschnitte durch den Stiel zeigen nicht nur die Verschiedenheit der beiden Zonen, sondern auch, daß die äußere mit besonderen kleinen Kernen ausgestattet ist. Fig. 6 stellt einen solchen Querschnitt dar, der dicht unterhalb der Trennungsstelle der Kronzellen durch den Stiel geht. Wir finden innen Protoplasma, das scheinbar homogen, bei stärkerer Vergrößerung dagegen schön wabig ist, außen dagegen dunkler gefärbtes, das an einigen Stellen eine schwache Radiärstreifung erkennen läßt. In diese äußere Zone sind zwei Kerne eingelagert.

Die gestreifte Zone setzt sich auch noch auf die beiden Kronzellen selbst fort. Hier reicht sie überall auf der Unterseite bis zu dem schon mehrfach erwähnten Umschlagsrand. Fig. 7 gibt dies wieder. Die dunkler gefärbte, radiär — d. h. hier senkrecht zur Oberfläche — gestreifte Zone (*R.Z*) ist über den Kernen der Kronzellen nur dünn und wächst dann an den Seiten dieser Zellen stärker an. Hier sind auch Kerne (*N*) eingelagert. Dann verstreicht diese Schicht nach dem Umbiegungsrand der Kronzellen langsam bis zu dem Punkte, wo die Bewimperung beginnt. Dabei zeigt die Zone bisweilen (was ich an der Stielzelle nicht beobachten konnte) Vorsprünge in das Plasma der Kronzellen hinein.

Über das ganze Organ, Stiel samt Kronzellen, setzt sich das Bindegewebe der Kapsel fort. Bolsius (94c), Graf (99) und Oka (94) erwähnen dies. Bolsius läßt es mehr oder weniger den Stiel überziehen. (Graf bildet es (99, Fig. 22 und 26) so ab, als wenn es nur den Stiel überkleide. Nur Oka (94, S. 129) gibt richtig an, daß es sich bis auf die Kronzellen erstreckt; er bildet diese Verhältnisse auch in seiner Fig. 53 ab. Ähnliches stellt auch meine Fig. 7 dar. Nur fand ich niemals — weder am Stiel, noch an den Kronzellen — Bindegewebe von solcher Mächtigkeit, wie es OKA zeichnet. Vielleicht handelt es sich bei ihm um einen Schnitt, in dem das Bindegewebe ziemlich schräg zur Oberfläche getroffen ist und so größere Dicke vortäuscht. Der bindegewebige Überzug des ganzen Organs stellt eine ganz dünne Lamelle dar. Fig. 3, 6 und 7 und Textfig. 1 (*Bgw*) zeigen das.

Anfänglich glaubte ich die Kerne der radiärgestreiften Zone, besonders in den Kronzellen, für Bindegewebskerne ansprechen zu müssen. Die typische Blaufärbung des Bindegewebes dagegen bei Anwendung der BLOCHMANNschen Lösung belehrte mich eines Besseren. Sie ließ erkennen, daß diese Kerne in ein Protoplasma von grüner Färbung eingebettet sind, das seinerseits erst von einer schmalen blauen Linie umfaßt wird. Hin und wieder lassen sich auch in diesem Überzuge sehr flache kleine Kerne erkennen; das Blau umgibt sie von allen Seiten. Dies sind die Bindegewebskerne (*Bg.K*) (vgl. Fig. 3 und 7).

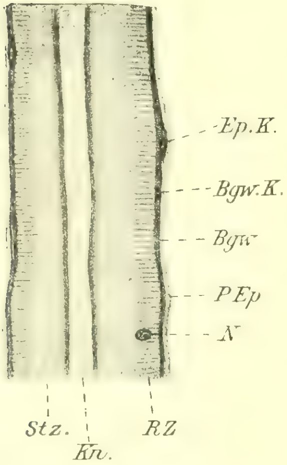
Der Bindegewebsüberzug umgibt den Stiel rundum. Auf den Kronzellen bekleidet er nur die Unterseite, und zwar genau nur die radiär gestreifte Schicht. Mit dieser zusammen endigt er.

Da, wo die Kapsel nicht im Parenchym eingeschlossen ist, sondern frei an die Cölomhöhle grenzt, sieht man (Fig. 1 u. 3) auf dem Blau des Bindegewebes noch flache, grüne Zellen mit platten Kernen aufgelagert (*P.Ep*). Es ist das Peritonealepithel des Cöloms, das ebenso wie das Endothel der Kapsel keinen zusammenhängenden Überzug bildet, sondern aus zerstreut liegenden Zellen besteht. Bisweilen trifft man jedoch auch Stellen, an denen augenscheinlich noch eine größere Anzahl von Zellen im Zusammenhange steht. Ich war so glücklich, eine solche Stelle an einem besonders interessanten Orte zu finden. Fig. 8 zeigt ein Stück der Stielzelle, links davon am Mündungswulst. Da der Stielkanal nicht in der Schnittebene liegt, so ist seine Mündung in die Kapsel nicht zu sehen. Man sieht dagegen deutlich das Endothel der Kapsel nach oben ziehen. Darüber liegt in der Figur das hellere Bindegewebe (*Bgw*). Gerade am Mündungswulst (*M.W*) verdickt es sich etwas. Es zeigt eine zarte, fibrilläre Struktur und eine Anzahl kleiner, ellipsoidischer Kerne. Nach unten hin setzt es sich auf den Stiel fort. Auf diesem Bindegewebe liegt nun, an die Leibeshöhle grenzend, ein Epithelüberzug (*P.Ep*). Ununterbrochen bekleidet er das Bindegewebe und folgt ihm auch auf den Stiel. Zwei ziemlich flache Kerne liegen in diesem Epithelüberzuge.

Im allgemeinen aber sind die Peritonealzellen voneinander getrennt. Nur hin und wieder trifft man — dem Bindegewebe der Kapsel, des Stieles oder der Kronzellen aufgelagert — die flachen Peritonealzellen. Fig. 3 und 7 lassen sie erkennen.

Man muß sich allerdings hüten, diese Zellen mit Blutkörperchen zu verwechseln, welche sich öfters den Organen anlagern, die an die Cölomhöhle grenzen; so sieht man sie auch bisweilen dem Stiel oder den Kronlappen aufsitzen. Sie sind jedoch an ihrer nur einseitig abgeflachten Form und den kugeligen oder schwach ellipsoidischen Kernen zu erkennen.

Erschwert wird das Studium der Epithel- und Bindegewebsverhältnisse ferner durch Verschmelzungen. Es kommt nämlich häufig vor, daß der Stiel mit seiner der Kapsel zugekehrten Seite durch sein Bindegewebe mit dem der Kapselwand ein Stück verschmilzt. Dabei sind dann natürlich auch die beiderseitigen Epithelien nicht mehr deutlich voneinander zu trennen. Es kann auch vorkommen, daß ein Bindegewebszug dicht unter den Kronzellen von der Kapsel her oder auch von der Leibes- oder Darmwand zum Stiele zieht und diesen so in einer bestimmten Lage fixiert. Diesem Umstand ist die größere Bindegewebsanhäufung Bgw_1 um den Kern in Fig. 6 zuzuschreiben.



Textfig. 2.

Trichterstiel von *Glossiphonia* spec. im Längsschnitt. Aus zwei Schnitten kombiniert. (Zeichenapparat C Oc. 6, homog. Imm. 1/12.)

Eine Übersicht über den Aufbau des Stieles mag zum Schluß Textfig. 2 geben, die aus zwei Schnitten kombiniert ist. Zu innerst ist die eigentliche Stielzelle (*Stz*), durchbohrt von dem intracellularen Kanal (*Kn*), ziemlich homogen, nur an der Kanalseite etwas dunkler gefärbt. Hier trägt sie Cilien. Nach außen liegt die radiär gestreifte Zone (*R.Z*), deren Kerne (*N*) mit der Längsachse senkrecht zur Oberfläche stehen. Darauf folgt das Bindegewebe (*Bgw*), hierüber das Peritonealepithel (*PEp*); beide mit flachen Kernen (*Bgw.K* u. *Ep.K*).

3. Der Kapselinhalt.

Der Inhalt der Kapsel ist bis jetzt am besten von Bolsius (94c, Fig. 16, 17, 18) beschrieben worden. Er allein fand, daß der Inhalt nicht bei allen Tieren und zu allen Zeiten ein gleicher ist. LEUCKART (93, S. 328 329) hielt den Inhalt für Nephridialzellen, deren Kanäle mit dem Segmentalorgan in direkter Verbindung ständen, bildet jedoch die Kanäle nicht ab. Seine Fig. 303 und 304 (01, S. 727 und 728) zeigen wohl im Innern der Kapsel Kerne, auch Zellen, aber nicht »ein dendritisch verästeltes System von Kanälen, die mit den von außen eingedrungenen Gefäßen (des Nephridiums) in direkter Verbindung stehen«. OKA gab dann (94, Fig. 42, 43, 47, 57) Abbildungen dieser Zellen; sie haben nach ihm eine längliche Form und platten einander polyedrisch ab. — Ganz anders geartet ist der Inhalt der Kapsel nach GRAF (99). Er fand darin nur Zerfallsprodukte von Zellen, von welchen besonders die Kerne erhalten sind; hierauf werde ich noch bei Besprechung der physiologischen Bedeutung der Organe näher eingehen. BOLSIUS (94c) endlich bildete einmal (Fig. 16, 17) kugelige Zellen ab und dann (Fig. 18) ein polyedrisches Flächenwerk mit eingestreuten Kernen, das aus zerfallenden, kugeligen Zellen hervorgehen soll.

Meine Untersuchungen haben folgendes ergeben. Junge Tiere zeigen Verhältnisse, wie sie etwa Fig. 2 wiedergibt. Man sieht hier die bindegewebige Kapselwand (*Bgw*), von der auch ein Strang nach links oben hinzieht. Sie hat sich gerade am Fuße der Stielzelle (*Stz*) etwas von dieser und dem Kapselepithel (*Ep*) losgelöst. Links davon ist der Ventralsinus (*V.S*) mit einigen freien Blutzellen (*Bl.K*), rechts die Kapsel mit ihrem Inhalt, der aus zahlreichen Zellen (*Kp.Z*) besteht. Bald sind sie einzeln deutlich erkennbar, bald hängen sie zu mehreren zusammen ohne scharfe Grenzen. Um den Kern herum ist gewöhnlich eine Partie dunkler gefärbten Plasmas. Risse und Spalten ziehen zwischen den Syncytien und den einzelnen Zellen hin; aber nirgends lassen sich Röhrchen oder Kanälchen von intracellulärer Natur erkennen. Das Endothel der Kapsel hängt bei solch jungen Tieren noch völlig zusammen; ja man trifft Stellen, wie sie auch OKA (94, Fig. 43) abbildet, wo keine Grenze zwischen den Zellen des Endothels und denen des Kapselinhalts zu erkennen sind. Die Mehrzahl der Kapselzellen stammt aber nicht von den Epithelzellen der Wand, sondern ist wohl von außen her eingewandert, was weiter unten noch zu besprechen ist.

Die oben erwähnten, in dem Ventralsinus flottierenden Zellen haben die gleiche Größe und Kerngröße wie die Kapselzellen. Sie färben sich auch gerade so. Nur ist bei ihnen die Form mehr spindelartig als bei den letzteren, welche ihre Umgebung zu Polyedern umgestaltet. Wie Fig. 2 zeigt, sind auch bisweilen mehrkernige Formen anzutreffen. In den Kapselzellen jugendlicher Tiere findet man öfters Caryokinesen, eine Tatsache, auf die schon KOWALEWSKY (97, S. 9) gegen GRAF hingewiesen hat.

Auf Fig. 3 erscheint zwar der Kapselinhalt völlig verändert. Das Endothel (*Ep*) besteht nur aus den erwähnten flachen, zerstreut liegenden Zellen; nirgends steht es mehr mit den Zellen des Inhaltes in Zusammenhang. Diese selbst haben jedoch auch einen ganz andern Charakter. Sie sind bald kugelig, bald ellipsoid bis eiförmig. Sie liegen teils frei, teils zu Gruppen zusammengedrängt, wobei sie sich an den Berührungsstellen schwach abplatten. Jede Zelle ist deutlich begrenzt. Jedoch findet man neben Zellen, die nur einen Kern besitzen, eine ganze Anzahl, die zwei oder drei aufweisen. Der Zerfall des ursprünglichen Syncytiums in einzelne Zellen ist hier nicht völlig eingetreten.

Alle Zellen zeigen in ihrem Innern Vacuolen. Bald sind diese klein und gleichmäßig im Plasma zerstreut, bald sind sie zu einigen wenigen größeren zusammengeflossen. Vielfach findet man bei Behandlung mit Osmiumsäure-Holzessig neben den hell bleibenden Vacuolen auch Flüssigkeitströpfchen oder Körnchen, die sich sehr stark bräunen (s. Fig. 9), Nachbehandlung mit andern Farbstoffen läßt jedoch häufig die Bräunung wieder verschwinden. Nach ihrer allgemeinen Form, die derjenigen der kleinen hellen Vacuolen sehr ähnelt, möchte ich sie eher als kleine Öl- oder Fetttröpfchen ansprechen, denn als Körnchen. Für die Annahme, daß es sich um kleine Fetttröpfchen handelt, spricht wohl auch der Umstand, daß sich bei derselben Färbung auch in den Darmepithelzellen solch dunkel gefärbte Körperchen zeigen; soviel ich beobachten konnte, gewöhnlich in der Einzahl.

Zellen von gleicher Beschaffenheit sind übrigens bei Hirudineen schon bekannt. Nachdem schon LEYDIG (49, S. 121) und SAINT-LOUP (83, S. 100) auf sie aufmerksam gemacht hatten, beschrieb SCHUBERG (99, S. 7/8) solche Zellen zuerst eingehender aus dem Hoden von *Hirudo* und *Haemopis*. Form, Kernzahl, Unfärbbarkeit der einen Vacuolen, Bräunung der andern — alles stimmt mit den hier beschriebenen Zellen aus den Kapseln der Glossiphoniden überein. SCHUBERG (99, S. 8) hielt die Zellen aus *Hirudo* zunächst für Degenerationsstadien der Samenbildungszellen, dann jedoch für eine Art Nährmaterial dieser Zellen. LEUCKART (01, S. 740) faßte sie als degenerierende Zellen auf, deren Endprodukt die Hodenflüssigkeit vermehre. Als SCHUBERG später ähnliche Zellen in den Kapseln sah, kam er zu einer andern Deutung ihrer Natur. Ich werde später versuchen, die physiologische Bedeutung der Kapselzellen darzulegen und möchte nur vorwegnehmend erklären, daß ich es mit Schuberg für wahrscheinlich halte, daß auch die Zellen aus dem *Hirudo*-Hoden eine ähnliche Funktion haben.

Zwischen den beiden oben beschriebenen Extremen in der Beschaffenheit des Kapselinhaltes lassen sich mannigfache Übergänge feststellen. Es vacuolisieren sich nicht etwa alle Zellen gleichzeitig; die Umbildung geht vielmehr zunächst an einigen Zellen vor sich. Andre bleiben noch zu kompakten Klumpen vereinigt. Von diesen lösen sich dann nach und nach die Zellen unter gleichzeitiger Vacuolisierung ab. Die Lockerung des Kapselinhaltes, das Zerfallen in einzelne Ballen und die Auflösung dieser Ballen in einzelne Zellen schreitet in den Kapseln aus der Mitte und dem Hinterende des Tieres rascher fort als in denen des Vorderendes. So kann man bei demselben Tier in der vorderen Region Kapseln finden, in denen noch zwei oder drei solcher kompakter Centren vorhanden sind, während gegen das Hinterende nur ein Centrum in jeder Kapsel anzutreffen ist. Eine Andeutung solcher, noch zusammenhängender Zellen ist auch in Fig. 3 gerade gegenüber der Trichtermündung zu erkennen.

Stadien, welche der Fig. 18 von Bolsius (94c) entsprechen, habe ich leider nicht gefunden. Sie müssen von noch älteren Tieren stammen als die, welche ich untersuchte. Nach der starken Vacuolisierung der Kapselzellen würde also auf Grund der Bolsiusschen Erfahrungen nach der Eiablage ein vollständiger Zerfall dieser Zellen eintreten; später aber wohl wieder eine Neubildung, jedenfalls vom Kapselepithel aus. Die Fibrillen, die Bolsius auf Fig. 17 darstellt, halte ich für Gerinnsel der Flüssigkeit, in der die Kapselzellen suspendiert sind.

4. Beziehung des Wimperorgans zum Nephridium.

Die Beziehungen des Wimperorgans und der Kapsel zum Nephridium lassen sich ohne Besprechung der Physiologie dieser Organe nur schwer darstellen. Ich möchte diese jedoch trotzdem getrennt davon später behandeln, und zwar dann erst mit Berücksichtigung der einschlägigen Literatur.

Die Nephridien, die ja in Bolsius, Oka u. a. eingehende Untersucher gefunden haben, habe ich nur in ihrem drüsigen Teil (Oka) eingehender studiert. Dieser drüsige Teil des Nephridiums, sein innerster Endabschnitt, tritt stets in unmittelbare Berührung mit der Kapsel. Die letzten drei oder vier Zellen des Nephridialstranges legen sich der Kapsel an, und zwar ziemlich genau diametral gegenüber der Trichtereinmündung (Fig. 1 *Nph*). Die erwähnten Zellen schmiegen sich so an, daß sie eine einseitig konkave Form erhalten. Sie liegen dabei in einer Kette hintereinander, und an sie schließen sich weiter lateralwärts die übrigen Teile des Segmentalorgans, welche zunächst auch nur eine Zellreihe darstellen.

Die einzelnen Zellen des drüsigen Teiles zeigen ein fein granuliertes Protoplasma (Fig. 10). Sie stoßen nicht etwa dicht aneinander, so daß sie sich mit breiter Fläche berührten, sondern sind nur durch Brücken verbunden. Dies ist deutlich an der linken und an der mittleren Zelle der Fig. 10 zu erkennen. Rechts ist ein etwas andres Bild entstanden, weil der Schnitt hier nicht genau senkrecht zur Zellgrenze geht, so daß sich hier die Zellen etwas übereinander schieben. Die Abstände zwischen den Zellen sind überhaupt sehr klein, so daß die kleinen Kerne des Bindegewebes, das zwischen ihnen durchzieht, oft kaum Platz finden und auf den Grenzen der Nephridialzellen zu liegen scheinen.

Die Kerne der Zellen des drüsigen Endteiles unterscheiden sich in der Form von denen der andern Regionen des Nephridium. Während letztere kugelig oder ellipsoid sind, besitzen die ersteren ein merkwürdiges Aussehen, indem sie scheinbar pseudopodienartige Ausläufer in das Protoplasma entsenden (Fig. 10). Es handelt sich hier nicht um Pseudopodien. Es sind hier vielmehr augenscheinliche Teile des Kernes durch irgendwelche Einflüsse abgesprengt worden; wie man denn auch hin und wieder im Plasma der Zellen einzelne Partikelchen von augenscheinlich chromatischer Natur antrifft. Die Fortsätze sind auch von Willem und Minne (99, S. 66) beobachtet worden, die sie entgegen Bolsius nicht für anormal halten. Die Nephridialzellen sind von dünnen Kanälchen wie von einem feinen Wurzelwerk durchzogen, die sich zu Stämmen sammeln, welche auch nicht merklich dicker sind. Diese Kanälchen ziehen von Zelle zu Zelle hin durch die obenerwähnten Zellbrücken.

Von hohem Interesse war von jeher die Frage: Besteht zwischen dem Kapsellumen und den intracellulären Kanälchen der endständigen Nephridialzellen eine offene Verbindung?

Diese Frage wurde von den einzelnen Autoren sehr verschieden beantwortet. Bejaht wurde sie hauptsächlich, unter eingehender Begründung, von Leuckart und Oka. Nach Leuckart (93, S. 329) sieht man an günstigen Präparaten, wie sich die Kanälchen der Nephridialzellen kontinuierlich in die Kapsel hinein fortsetzen. An der Berührungsstelle fehlt der Kapsel die bindegewebige Begrenzung, so daß ihre zellige Inhaltsmasse sich hier direkt mit den Nephridialzellen berührt. Auch Oka (94, S. 135) glaubte eine offene Kommunikation zwischen dem Kapsellumen und den Kanälchen der anliegenden Nephridialzellen wahrgenommen zu haben. Er bildet dies auch in seinen Fig. 47 und 57 ab.

Das Bestehen einer offenen Verbindung ist dann am energischsten von Bolsius bekämpft worden, der überhaupt jede Beziehung des Wimperorgans und der Kapsel zum Nephridium leugnet. Diesen Standpunkt vertritt er für alle Hirudineen, für Glossiphoniden am eingehendsten in seiner »Anatomie des organes ciliés des Hirudinées du genre des Glossiphonides« (94c, S. 31). Auch Graf (99) konnte die offene Kommunikation nicht finden, die er aus theoretischen Gründen postulierte. Er meint dann (99, S. 259), »daß die Excretionsprodukte ... durch feine, mikroskopisch nicht nachweisbare Lücken zwischen den Bindegewebszellen in die Drüsenzellen gelangen«. Kowalewsky endlich nennt (99, S. 39) die Verbindung der Höhlen beider Organe äußerst problematisch. Ähnliches hat er auch schon 1897 ausgesprochen.

Auch Willem und Minne bestreiten die Kommunikation des Nephridialkanals mit dem Trichter, bzw. der Kapsel (99, S. 55).

Die Frage nach der Kommunikation kann nur an Schnitten untersucht werden. Totalpräparate sind zu dick, um an ihnen solch feine Details unterscheiden zu können.

Trotz eingehendsten Studiums zahlreicher Serien, die lückenlos und meist nur 5 μ dick waren, konnte ich niemals Stellen finden, die der Fig. 47 Okas oder gar Fig. 57 ähnelten. Niemals habe ich die Kanälchen der Nephridialzellen die Oberfläche dieser Zellen vollständig erreichen sehen. Niemals grenzten diese Zellen unmittelbar an das Kapsellumen, wie Leuckart behauptet. Stets fand sich eine, wenn auch noch so dünne bindegewebige Schicht zwischen den Zellen und der Kapsel; bei Färbung mit Blochmannscher Lösung trat sie stets deutlich als trennende, blaue Lamelle hervor. Ich habe dann die Objekte noch darauf untersucht, ob vielleicht zwischen der ersten Nephridialzelle und der Kapsel nur eine einzelne Zellbrücke bestände, wie ich zwischen den Nephridialzellen des drüsigen Abschnitts beschrieben habe. Aber auch eine solche Brücke fehlt.

Um nun ganz sicher zu gehen, untersuchte ich injizierte Exemplare in toto und auf Schnitten. Das Berlinerblau verbreitete sich stets sehr rasch in den Blutsinussen bis in die engsten Spalten. Bei dem relativ starken Druck des Spraygebläses müßten bei einer offenen Kommunikation von Kapsel und Nephridium unbedingt auch Farbstoffpartikelchen in die Nephridialkanälchen gelangen. Sämtliche untersuchten Präparate ergaben jedoch folgenden Befund. Das

Berlinerblau erfüllt den Ventralsinus; es dringt in die Trichter und zeigt sich im Stielkanal als starker, blauer Strich. An dieser Stelle sind offenbar durch die Tätigkeit der Wimpern größere Massen von Farbstoffpartikelchen zusammengehäuft worden. Die letzten Teilchen finden sich dann an der Fußplatte des Trichterstiels ziemlich über die ganze Fußscheibe, d. h. über den Bereich der Wimpern verteilt. Im Innern der Kapseln fand sich dagegen niemals Berlinerblau. Ebensowenig war es gar in den Kanälchen der Nephridialzellen zu finden. Zu gleich negativen Befunden sind übrigens auch schon Willem und Minne (99, S. 65) bei ähnlichen Injektionsversuchen gekommen.

Die Zellen des Kapselinhaltes sind, wie oben erwähnt, in einer Flüssigkeit suspendiert. Diese Flüssigkeit müßte bei offener Kommunikation in die Nephridialkanälchen abfließen und so der farbbeladenen Flüssigkeit gestatten, zwischen die Kapselzellen einzudringen. Außerdem würde auch durch den starken Überdruck vom Trichter her die Zellmasse des Kapselinnern gegen die Abflußöffnung zusammengedrängt werden. Das geschah jedoch nicht. Da kein Abfluß vorhanden war, breitete sich der Druck im Innern der Kapsel nach allen Seiten gleichmäßig aus; die Zellen sind nirgends besonders zusammengehäuft. Die im Stielkanal und an der Fußplatte vorhandenen Farbpartikelchen sind jedenfalls nicht durch Verminderung des Druckes in der Kapsel dahin gekommen, sondern durch die Tätigkeit der Cilien.

Aus diesen Gründen muß eine Verbindung der Nephridialkanälchen mit dem Kapselhohlraum entschieden in Abrede gestellt werden.

5. Physiologie der Organe.

Die Annahme oder das Leugnen einer Kommunikation zwischen Wimperorgan und Kapsel einerseits und dem Nephridium anderseits hängt eng zusammen mit der Ansicht über die physiologische Bedeutung dieser Organe. Leydig, der Entdecker der Trichter, betrachtete sie (49, S. 14) bei seinen späteren Untersuchungen als die inneren Enden der Excretionsorgane. Dem schließt sich auch Gegenbaur an, welcher allen Hirudineen ein Nephridium zuschreibt, das »eine innere, oft eigentümlich gestaltete und stets bewimperte Mündung besitzt« (01, II, S. 427). Auch Rathke (62) meint, daß die besprochenen Organe mit dem »Wassergefäßsystem« in Verbindung stehen.

Auf den gleichen Anschauungen fußen ferner Leuckart, Oka, sowie Graf. Sie sind nur nicht einig in der Deutung der Kapselzellen und über das Vorhandensein einer offenen Kommunikation mit dem Nephridium. Oka sieht, ebenso wie Leuckart, in den Kapselzellen modifizierte Nephridialzellen, die an ihren intracellulären Kanälchen kenntlich seien. Durch diese Kanälchen bestehe dann eine offene Verbindung zwischen dem Nephridium und den Trichtern, bzw. dem Blutsinus. Die Trichter seien also echte Nephrostome.

Anders faßt GRAF die Verhältnisse auf. Freie Zellen, die sog. Excretophoren, beladen sich auf ihren Wanderungen durch die Leibeshöhle mit Excretstoffen. Kommen sie dann in die Gegend der Trichter, so werden sie durch chemotaktische Reize zu diesen herangezogen. Ein basisches Secret der Trichterzellen, welches in größerer Entfernung durch seine stärkere Verdünnung rein chemotaktisch auf sie gewirkt hat, bringt sie hier durch seine erhöhte Konzentration zum Zerfall. (Ähnliche Vorgänge hatte schon 1885 KÜKENTHAL bei *Tubifex* beobachtet.) Die Zerfallsprodukte werden hierauf in die Kapsel befördert, dort weiter zerkleinert und durch mikroskopisch nicht nachweisbare Lücken des Bindegewebes an das Nephridium weitergegeben. Diese Zerfallsprodukte sind es auch, die nach GRAF den Kapselinhalt bilden. Es sollen hier also nur Kerne, Zellreste in mehr oder weniger vorgeschrittenem Zerfall zu finden sein, wie es ähnlich auch schon BOURNE behauptet hatte. Die Kapsel ist nach GRAF nichts andres als die erste Nephridialzelle, die sich an den Trichterapparat anschließt und durch die in ihr abgelagerten zerfallenen Excretionszellen mächtig blasig ausgedehnt wurde, weshalb von ihr nur noch die bindegewebige Hülle übrig blieb. Schemata erläutern diese Darstellung (99, S. 258).

Dieser Gruppe von Forschern steht eine andre gegenüber, die in der Kapsel ein Lymphorgan erblickt. In diesem Sinne sprachen sich KOWALEWSKY, CUÉNOT, WILLEM und MINNE aus. KOWALEWSKY vergleicht (97, S. 11) die Kapsel der Glossiphoniden hinsichtlich ihrer Funktion mit den Lymphdrüsen und dem Knochenmark der Wirbeltiere. CUÉNOT betrachtet sie (97, S. 173) als Analogon des »tube moyen« der Chätopoden. Am meisten Aufklärung haben die Injektions- und Fütterungsversuche von KOWALEWSKY und die von WILLEM und MINNE gebracht. Zwei Stunden nach der Injektion von Karmin und von *Bacillus subtilis* fand KOWALEWSKY beide in den Kapseln vor (97, S. 7). Die Bakterien wurden hier durch die Zellen der Kapseln verdaut. Seine Untersuchungen von 1899 bestätigten diese Befunde. Auch WILLEM und MINNE kamen zu den gleichen Ergebnissen. Die injizierten Fremdkörper gelangten entweder direkt in die Wimpertrichter oder sie wurden von Blutkörperchen — phagocytären Amöbocyten — dorthin gebracht (99, S. 64). Die »cellules acides« KOWALEWSKYS (Zellen, welche zerstreut den inneren Wandungen der Blutsinusse aufsitzen und ihren

Namen nach ihrer sauren Reaktion haben) gaben etwa aufgenommenes Karmin entweder an die Leucocyten ab oder wurden samt ihrem Inhalt von letzteren gefressen (97, S. 9).

Neuerdings (1902) hat sich Cuénot wieder mit den »cilio-phagocytären« Organen beschäftigt. Auf seine Schlüsse, die mit meinen sehr gut übereinstimmen, werde ich im Abschnitt VI dieser Arbeit näher eingehen.

Durch äußere Umstände verhindert, war es mir leider unmöglich, Fütterungsversuche zu unternehmen oder Tiere zu untersuchen, die erst längere Zeit nach der Injektion getötet waren. Meine Ansicht über die Funktion von Wimperorgan und Kapsel muß sich daher, neben den eignen morphologischen Untersuchungen, auf die obengenannten fremden Versuche stützen.

Ich halte mit Kowalewsky, Cuénot, Willem und Minne die Kapseln für lymphoide Organe. Ihre Zellen sind phagocytärer Natur; sie gleichen, wie oben schon erwähnt, den Blutkörperchen. Diese, welche von den Klappen des Dorsalgefäßes stammen, sind zweifellos Phagocyten. Die Kapseln stellen also ebenso wie die »Klappen« blutbereitende Organe dar, d. h. sie liefern Zellen von gleicher Größe, Kerngröße und physiologischer Funktion wie die Zellen, die von den Klappen stammen. Daß aber die Zellen des Kapselinhaltes nicht etwa nur aus den durch den Trichter hereingekommenen Phagocyten bestehen, ist schon daraus zu entnehmen, daß zu gewissen Zeiten auch in den Kapseln junger Stadien Zellen zu finden sind, welche Mitosen zeigen.

An den Bildungsstätten beider Zellarten sind bei jungen Tieren keine scharfen Zellgrenzen zu erkennen. Für die Kapseln wurde dies oben gesagt, für die Klappen berichtet es Arnesen (1, S. 789), für Lymphdrüsen und phagocytäre Organe im allgemeinen G. Schneider (89, S. 371, Fig. 8) und Cuénot (1902).

Eine weitere Ähnlichkeit ergibt sich aus der Abstammung der Zellen. Die Klappenzellen ähneln nach Arnesen völlig den Cölomepithelzellen (04, S. 792). Die Kapselzellen hängen in ihrer Jugend mit dem Epithel der Kapsel zusammen, was ich schon oben erwähnt habe. Der einzige Unterschied zwischen den beiden Zellarten ist ihre Beweglichkeit. Die Klappenzellen reißen sich nach Arnesen los, dringen durch die Gefäßwand und wandern durch die Leibeshöhle besonders zum Ventralsinus. Die Kapselzellen dagegen verlassen ihren Entstehungsort nicht.

Haben sich die Blutkörperchen hinreichend mit Excretstoffen beladen, so gelangen sie durch die Trichter in die Kapsel (s. Graf). Solche

Zellen trifft man bisweilen, wie Fig. 6 zeigt (*Bl.K*), auf ihren Wanderungen durch den Stielkanal schon ohne scharfe Grenzen, im Zerfall begriffen. In der Kapsel zerfallen sie dann völlig. Die Zerfallprodukte werden zunächst als Vacuolen und Fetttröpfchen in den Kapselzellen aufgespeichert und weiter zerlegt. Zuletzt besteht dann solch eine Kapselzelle nur noch aus Flüssigkeitströpfchen mit einer dünnen umhüllenden Protoplasmaschicht und dem Kern[1]. Tritt in der einzelnen Zelle schließlich Überladung ein, so zerfällt sie selbst. Die Kerne bleiben, wie Bolsius (94c, S. 24) beobachtete, noch eine Weile kenntlich. Die ausströmende Flüssigkeit dagegen gelangt wohl auf osmotischem Wege in die angelagerten Nephridialzellen.

Die Kapseln sind also phagocytäre Organe, die durch die Trichter mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen und ihre Produkte auf osmotischem Wege an das Nephridium abgeben.

B. Untersuchungen an Herpobdella.

1. Die Ampulle (oder Kapsel) und ihre Beziehung zum Blutgefäßsystem.

Betrachtet man ein Injektionspräparat von *Herpobdella* oder sieht man gegen das Licht durch ein nicht zu stark pigmentiertes Tier, so bemerkt man 21 kugelige Körper jederseits, die im ersten Falle ganz mit Injektionsmasse erfüllt sind, im zweiten heller als die Umgebung erscheinen. Es sind dies die »Ampullen« Leydigs, die »botryoidal sinus« Bournes (84, S. 475), Gebilde, die von Jaquet (85), Bolsius[2] (91a) und Graf (93, S. 178 ff.) eingehender beschrieben wurden.

Bei der innigen Beziehung, in der die Ampullen zu den Wimperorganen stehen, möchte ich mich zuerst der Betrachtung jener zuwenden, ehe ich mich mit den Wimperorganen beschäftige. Ich glaube dabei auch einige neue Tatsachen zur Kenntnis des Blutgefäßsystems von *Herpobdella* beibringen zu können.

Wie die obengenannten Autoren schon erwähnten, und Jaquet und Graf (93, Fig. 1) abbilden, liegen die Ampullen zu je zwei Paaren in einem Segment. Nur das vorderste Ampullen tragende Segment beherbergt nur ein Paar.

---

[1] Die oben erwähnten völlig gleich aussehenden Zellen aus dem Hoden von *Hirudo* haben vielleicht auch excretorische Funktion: Reinigung des Hodens von zerfallenden Samenbildungszellen und dergleichen.

[2] Ich vermeide es absichtlich, den Ausdruck von Bolsius »capsule« anzuwenden. Dieser kann leicht zu Vergleichen mit der »Kapsel« der Glossiphoniden verleiten, die, wie ich weiterhin zeigen werde, nicht berechtigt sind.

In Fig. 11, Taf. II habe ich zwei Segmente dargestellt von einem Tier, das lebend durch Einstich in den Lateralsinus injiziert wurde. Um größere Klarheit zu erzielen, wurde nicht das ganze Capillargefäßnetz der Haut eingezeichnet. Die Figur stellt in der rechten Hälfte die Verhältnisse der Ventralseite, in der linken die der Dorsalseite dar; beide Hälften sind durch eine zweimal rechtwinkelig geknickte Linie geschieden.

Die Figur wird in der Längsrichtung von den drei Hauptgefäßen durchzogen: den beiden Lateralsinus (*L. S*) und dem Ventralsinus (*V. S*), der, weil er vom Darm überdeckt ist, etwas heller dargestellt ist. Jedes Segment enthält zwei dicht hintereinander liegende Ampullen (*A*), welche mit dem Lateralsinus der betreffenden Seite durch ein ziemlich kräftiges, gabelig geteiltes Gefäß (*a*) in Verbindung stehen. Eine weitere Verbindung zwischen jeder Ampulle und dem Lateralsinus wird durch ein sehr feines Gefäß (*b*) hergestellt, das dicht vor, bzw. hinter der Abgangsstelle des gegabelten Gefäßes entspringt und zur Dorsalseite der Ampulle zieht.

Etwas medianwärts von der Einmündung dieser feinen Gefäße (*b*) entspringt ebenfalls an der Dorsalseite jeder Ampulle ein zweites ungefähr gleich starkes Gefäß (*c*), welches den Darm ungeteilt überquert und eine unmittelbare Verbindung mit der gegenüberliegenden Ampulle herstellt.

Von der medialen Hälfte jeder Ampulle gehen weiterhin je zwei Gefäße ab. Das eine, mehr dorsal gelegene (*d*), wendet sich zum Darm, um diesen mit einem dichten Plexus zu umspinnen. Das andre (*e*), welches die Ampulle gegen die Bauchseite hin verläßt, gibt zwar auch einen Ast zum Darmplexus ab, stellt aber außerdem eine Verbindung mit dem Ventralgefäß her und versorgt durch einige Ästchen die Hoden, sowie benachbarte Organe mit Blut (s. Fig. 12).

Diese Verhältnisse werden leichter verständlich, wenn man die Fig. 12 zum Vergleiche heranzieht. Man erkennt hier besser, wie auch die Hoden und das Parenchym durch Zweige dieser Blutbahnen versorgt werden. Hieran beteiligt sich auch ein recht starker Teil des Astes, der vom Lateralsinus zur Ampulle geht (*a'*). Auf Fig. 11 konnte er seiner Lage wegen nicht dargestellt werden. Fig. 12 ist übrigens ein Kombinationsbild. Es stellt in einer Ebene alle Blutbahnen dar, die in Wirklichkeit sich über ein halbes Segment erstrecken. Nur so ließen sich auf einem Querschnitt alle Sinusse abbilden, die zur Ampulle in

Beziehung stehen. Es ist hier ferner eine direkte Verbindung von Lateral- und Ventralsinus angedeutet (*l'*). Sie findet sich, wie Fig. 11 zeigt, auf der Höhe der Ganglien. Hier verläßt ein Ast (*l*) den Lateralsinus, gabelt sich bald darauf und beteiligt sich mit einem dorsalen Zweig, der sich seinerseits nochmals spaltet, an der Bildung des Darmplexus; sein ventraler Ast (*l'*) stellt die erwähnte Kommunikation mit dem Ventralsinus her.

Wie schon JAQUET und GRAF berichteten, enthalten elf von den 21 Ampullen jeder Seite besondere Organe, während die zehn andern nur Blut führen. In jedem Segment liegt nämlich im vorderen Ampullenpaar ein Wimperorgan, das hintere Paar dagegen ist leer (vgl. BOLSIUS 91a, S. 297). Auch das Segment, welches nur ein Paar Ampullen hat, ist mit Wimperorganen ausgestattet.

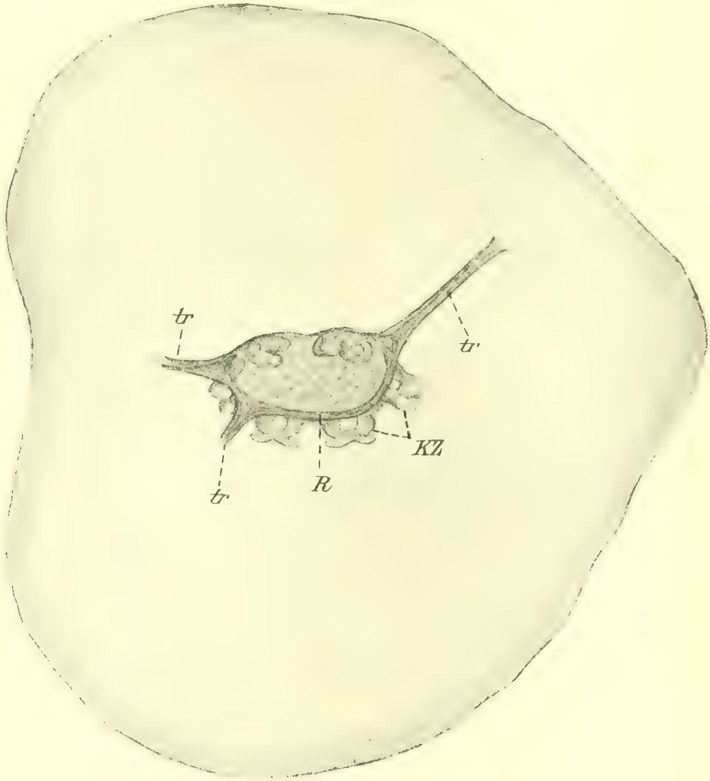
Diese Organe sind es, von denen 1848 v. SIEBOLD schrieb: »Sehr auffallend ist mir ein rosettenförmiges, viellappiges und farbloses Organ, welches mit Flimmercilien besetzt ist und in diesen Blutbehältern von *Nephelis* verborgen steckt« (48, S. 216). Schon im folgenden Jahre wurde dieser Fund von LEYDIG und später von RATHKE und GEGENBAUR bestätigt. 35 Jahre nach dieser Entdeckung wurde aber die Existenz der Organe von O. SCHULTZE geleugnet, dem sich auch VEJDOVSKÝ anschloß. Erst die Untersuchungen von BOLSIUS, BOURNE, LEUCKART, GRAF, GOODRICH, WILLEM und MINNE haben unumstößlich dargetan, daß Organe der genannten Art bei *Herpobdella* vorhanden sind.

Es ist merkwürdig, daß ein solches Organ, nachdem von verschiedenen Seiten darüber berichtet worden war, völlig übersehen werden konnte. Erstaunlicher ist dies noch, wenn man sieht, wie genau und richtig es schon v. SIEBOLD beschrieb, bei der Dürftigkeit der Untersuchungsmittel der damaligen Zeit. Seine Beschreibung paßt noch jetzt genau auf Textfig. 3.

Es gelang mir, unter dem Präpariermikroskop durch vorsichtiges Zerzupfen eine Ampulle zu isolieren und in den hängenden Tropfen zu übertragen. Man sieht eine annähernd kugelige Blase (Textfig. 3), von deren Dorsalseite nach unten und innen drei dunkle Träger (*tr*) ziehen, die gemeinsam einen Ring von gleichem Aussehen halten. Dem Ringe sitzen sieben Zellen von eigenartiger Form auf mit großem, hellem Kern und bewimpertem Außenrand. Im Innern des Organs liegt eine Masse von wolkigem Aussehen. So muß auch schon v. SIEBOLD seiner Beschreibung nach das Ganze gesehen haben.

Schnitte durch eine Ampulle sind schon mehrfach abgebildet worden, so von GRAF (93, Taf. X, Fig. 6, 7, 8), von BOLSIUS (des öfteren, bes. 91a, Fig. 42). sowie von Willem und Minne (99. Fig. 20). Diese Figuren sind es hauptsächlich, die ich bei einer Beschreibung der Ampulle zum Vergleich heranziehen werde.

Die Ampulle ist äußerlich von einer starken Bindegewebsschicht gegen das Parenchym abgegrenzt. Diese ist in Fig. 13 deutlich als blauer zarter Außensaum kenntlich (*Bgw*), der im Innern, worauf ich ausdrücklich aufmerksam machen möchte, kleine Kerne enthält. Bisweilen ziehen auch dorsoventrale Muskelbündel dicht an der Ampulle hin.



Textfig. 3.
Ampulle mit Wimperorgan von *Herpobdella* herauspräpariert. Vergr. etwa 200.

Auf Schnitten durch die Ampullen recht junger Tiere sieht man an deren Innenwand flache Zellen mit ellipsoidem Kern und ziemlich dunklem Protoplasma, ferner noch einige wenige größere Zellen mit großem kugeligen Kern und hellem Protoplasma mit außerordentlich großen Waben. In diesen flachen Zellen erkennt man sofort das

Peritonealepithel der Cölomhöhle, das dieselben Verhältnisse zeigt, wie wir sie aus der Cölomhöhle und der Kapsel der Glossiphoniden, sowie aus dem Hoden von *Hirudo* kennen gelernt haben. Die großen Zellen dagegen sind die sog. »Botryoidzellen« RAY LANKESTERS und BOURNES, die »Chloragogenzellen« oder die »Excretophoren« GRAFS. BOLSIUS dagegen sah in ihnen das Epithel der Cölomhöhle.

Daß das eigentliche Epithel von allen Beobachtern bis jetzt übersehen wurde, ist bei der Kleinheit und der zerstreuten Lage seiner Zellen sehr leicht erklärlich; um so mehr, als diese bei erwachsenen Exemplaren noch viel schwerer zu erkennen sind. Betrachtet man einen Schnitt durch die Ampulle eines älteren Tieres, z. B. Fig. 13, 14, so hat man zunächst den Eindruck, als seien es die Botryoidzellen (*Botr.Z*), welche allein den Hohlraum auskleiden. Diese begrenzen ihn überall in fast ununterbrochenem Zuge. Daß sie an einigen Stellen in mehreren Schichten übereinander gelagert erscheinen, rührt von leichten Einbuchtungen der Ampullen an diesen Stellen her. In Wirklichkeit liegen sie stets nur in einer Schicht. Sie sind gegen das Parenchymgewebe wie gegeneinander ziemlich scharf abgegrenzt, gegen die Ampulle hin ist dagegen oft nur eine recht verschwommene Grenzlinie. Auf vielen Schnitten ergibt sich scheinbar eine Verschiedenheit in der Lage der Botryoidzellen. Während sie nämlich zum großen Teil an den bluterfüllten Hohlraum grenzen, sieht man auch andre (z. B. Fig. 13 rechts), die durch eine Scheidewand von ihm getrennt sind. GRAF hat deshalb auch (93, S. 79) gegen BOURNE behauptet, daß die Botryoidzellen den Blutbahnen außen aufsitzen und hat dies auch für die Ampulle (93, Fig. 7, 8) abgebildet; er glaubt jedoch, daß es sich hier um Zellen handle, die nur scheinbar, infolge einer Faltung außen liegen. In Wirklichkeit sollen nach GRAF alle Excretophoren in die Ampulle von außen her mit dem Blutstrom eingewandert sein; sie müßten also an der Innenwand der Ampulle liegen. Auf Grund der neueren Untersuchungen ist eine solche Wanderung von Botryoidzellen nicht anzunehmen. WILLEM und MINNE (99, S. 71) bestreiten sie ausdrücklich, und auch mir ist es nie geglückt, freie Botryoidzellen in den Blutbahnen anzutreffen. Wohl aber deutet die obenerwähnte unscharfe Begrenzung mancher Zellen gegen den Blutraum darauf hin, daß sie in Zerfall sind. Desgleichen sprechen hierfür die kleinen Tröpfchen (*t*) in der Nähe solcher Zellen, die in Fig. 14 abgebildet sind, und die sich sehr scharf von dem Blute unterscheiden, in welchem sie suspendiert sind. WILLEM und MINNE gelang es ferner, in den Ampullen Amöbocyten zu beobachten, welche sich mit den Zerfallsprodukten solcher Botryoidzellen beladen. Einige solcher Blutkörperchen in Fig. 14 (*Bl.K*) üben offenbar die gleiche Funktion aus.

Nach meinen Untersuchungen nehme ich an, daß alle Botryoidzellen an der Innenseite der Gefäßwand sitzen, und daß Bilder, welche sie an der Außenwand zeigen, auf Faltungen oder sonstige Störungen im Präparat zurückzuführen sind.

Die Botryoidzellen selbst sind wohl nichts andres als modifizierte Epithelzellen, welche an Ort und Stelle die Zerfallsprodukte aus dem Blute entnehmen und sie aufspeichern. Hierauf werde ich bei Besprechung der Physiologie der Organe näher eingehen.

Durch diese Umbildung kommt es auch, daß erwachsene Tiere nur sehr wenig Epithel erkennen lassen.

2. Das Wimperorgan.

a. Die Träger.

Wie bemerkt, hängen die Wimperorgane in die Ampulle hinein, und zwar, wie Fig. 12 zeigt, ventral und leicht medial geneigt. Sämtliche Figuren sind dementsprechend orientiert. Bourne bildet (84, Fig. 62) Wimperorgane ab, welche sich von der Ventralseite der Ampulle aus in diese erheben. Derartiges habe ich nie gefunden, vielmehr »hing« das Wimperorgan von der Dorsalseite her in die Ampulle hinab.

Die Befestigungsweise des Organs hat Bourne nicht erkannt. Leuckart dagegen, der es übrigens auch falsch orientierte (01, Fig. 299), erkannte, daß es durch einen »Stiel« an der Wand befestigt sei, ferner durch einen dünnen Bindegewebsstrang, der in der Fortsetzung des Stieles, nach der entgegengesetzten Seite der Ampulle hinzieht (l. c., S. 715).

Die bindegewebigen Aufhängungsstränge sind völlig gleichwertig, weshalb ich zwischen ihnen keinen Unterschied mache und sie gleichmäßig als »Träger« bezeichne. Sie entspringen häufig mit zwei oder drei Wurzeln von der Wand. Das Bindegewebe, aus dem sie der Hauptsache nach bestehen, löst sich in der Ampullenwand in feinere Züge auf, die ihrerseits mit dem der bindegewebigen Ampullenhülle in Verbindung stehen (s. Fig. 13 *Tr*). Soweit sie im Innenraum der Ampulle verlaufen, sind sie von einem epithelialen Überzuge bekleidet. Einzelne Epithelzellen mit ihren flachen Kernen sind dabei deutlich zu erkennen (s. Fig. 13, 14 *Ep*). Außerdem liegen ihnen auch Botryoidzellen (*Botr.Z*) auf, die hier — wie überall — das Epithel der Cölomhöhle begleiten. Da die Botryoidzellen bei erwachsenen Tieren bedeutend zahlreicher sind als bei jungen, so müssen sie sich beträchtlicher vermehren als die Epithelzellen. Das Überwiegen der Botryoidzellen über die Epithelzellen bei erwachsenen Tieren erklärt sich daraus, daß nun eine größere Anzahl der letzteren sich zu Botryoidzellen umgebildet hat.

Die Träger bilden, wie Textfig. 3 zeigt, einen Ring. Dieser ist auf Fig. 13 (*R*) im Durchschnitt zu erkennen. An der Stelle, wo die Träger in den Ring übergehen, verbreitert sich das Bindegewebe sehr stark. Soweit er nicht mit den Trägern in Verbindung steht, zeigt der Ring einen runden Querschnitt (Fig. 13 rechts). In die bindegewebige Grundsubstanz sind zahlreiche der obenerwähnten kleinen Kerne eingebettet.

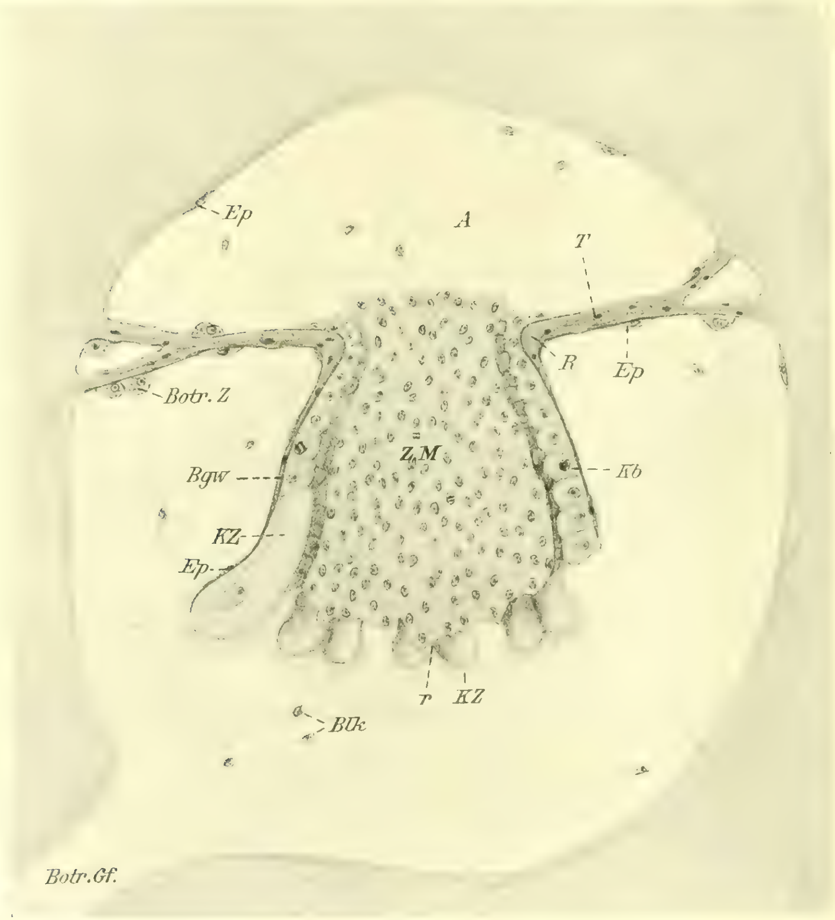
b. Das Körbchen.

An dem Ringe ist das Wimperorgan befestigt. Seine Gestalt ist bald »rosettenförmig« genannt worden (v. SIEBOLD), bald mit einer aufgesprungenen Schote (LEUCKART), bald mit einer Krone (BOLSIUS) verglichen worden. Am besten paßt auch das letzte Bild; erheben sich doch die einzelnen Wimperzellen gleich Zacken einer Krone über das Ganze (Textfig. 4). Das Wimperorgan ist annähernd radiär symmetrisch. Es stellt ein Körbchen ohne Boden dar, dessen Basis durch die Träger an der Ampullenwand befestigt ist und am oberen Rande bewimperte Zellen, die sog. »Kronzellen« trägt. Ausgefüllt ist das Körbchen durch eine centrale Zellmasse (*Z.M*), oder wie ich sie kurz nennen werde, die »Centralmasse«.

Die Körbchenwand besteht aus einer Schicht ziemlich großer, mit BLOCHMANNscher Lösung sich dunkel färbender Zellen mit kugeligen Kernen. Scharfe Zellgrenzen sind nicht zu unterscheiden. Bisweilen beobachtet man in den Körbchenzellen Mitosen (Fig. 13). An die oberen Körbchenzellen schließen sich ohne scharfen Übergang die »Kronzellen« (*K.Z*) an, auf deren Form ich weiter unten eingehen werde.

Die Körbchenzellen hören aber nicht etwa da auf, wo die Kronzellen beginnen, sondern setzen sich zwischen je zwei Kronzellen noch eine ganze Strecke fort. Wenn also ein Axialschnitt des Organs einerseits eine Kronzelle trifft, anderseits zwischen zweien hindurch geht, so entstehen Bilder wie Textfig. 4. Noch deutlicher sind die Verhältnisse auf Fig. 15 zu erkennen. Diese stellt einen Schnitt dar, der ein Wimperorgan fast senkrecht zur Achse getroffen hat. Man sieht hier, wie es auch WILLEM und MINNE erkannt haben, daß die Wandzellen des Körbchens zwischen je zwei Kronzellen eindringen. Auch hier liegen sie in einer Schicht, die sich nach innen gewöhnlich etwas vorwölbt. An einer Stelle (*Kb*) ist die Körbchenwand getroffen, und zwar etwas schräg. Es sind daher hier statt einer einzigen Zellschicht an einigen Stellen scheinbar zwei vorhanden.

An der Basis des Körbchens steht die Zellschicht der Körbchenwand mit dem Epithel in Verbindung, das die Träger überkleidet. Eine solche Stelle ist in Fig. 13 zu sehen. Die Zellen des Körbchens schließen sich hier an eine flache Zelle von gleicher Färbung an, die dem Träger aufgelagert und unzweifelhaft eine Epithelzelle ist (*Ep*). Solche Übergänge sind bei dem zerrissenen Charakter des Epithels natürlich sehr



Textfig. 4.

Wimperorgan von *Herpobdella* halbiert (schematisch), der Botryoidbelag der Wand ist weggelassen.

selten, und ihre Auffindung ist mehr dem Zufall zu danken. Sie geben jedoch über die epitheliale Natur des Körbchens hinreichende Aufklärung.

Die Körbchenwand selbst wird von einer zarten Bindegewebslage (*Bgw*), die es außen gleichmäßig überzieht, gebildet. Wie oben schon erwähnt, steht das Bindegewebe der Träger mit einem Ring (*R*) an der Basis des Körbchens in Verbindung. Von diesem Ring aus überzieht das Bindegewebe die Außenseite des Körbchens als sehr dünne Lamelle, die sich auch auf die Kronzellen fortsetzt (Fig. 13, 15, Textfig. 4). Flache Bindegewebskerne liegen in der Grundsubstanz. Auf den Kronzellen erstreckt sich die Bindegewebshaut natürlich nur auf die unbewimperte Außenseite.

Auf der Außenseite der bindegewebigen Körbchenlamelle sind noch weitere Zellen zu sehen. Ihre Form, Färbbarkeit und Kerngröße sprechen deutlich dafür, daß man es hier mit Endothelzellen (*Ep*) zu tun hat. Ihr Nachweis ist oft sehr schwer, ähnlich wie bei den Endothelzellen auf dem Trichterstiel der Glossiphoniden. Dies Epithel steht jedenfalls mit dem der Träger in Verbindung. Dies direkt nachzuweisen, etwa am Übergang des Ringes in die Körbchenwand, ist mir leider nicht geglückt.

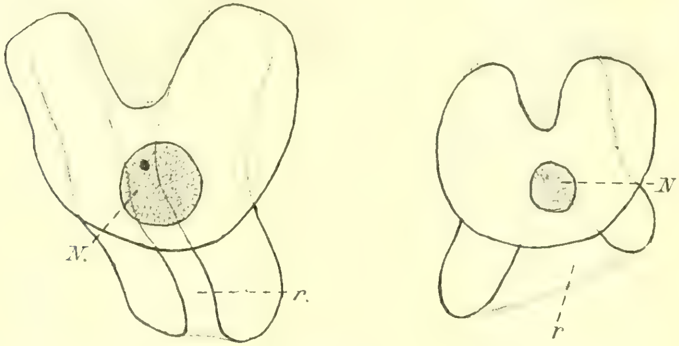
c. Die Kronzellen.

Das Körbchen selbst wird überragt von den Kronzellen (*Kz*). Nach Bolsius (91a, S. 300) sollen sie stets in ungerader Zahl vorkommen. Willem und Minne (99, S. 57) schließen sich dem an, während Graf (93, S. 173) sie wiederholt auch in gerader Zahl vorgefunden hat. Einige Zählungen ergaben mir gewöhnlich 7, 9 oder 11; in zwei Ausnahmefällen 6 und 8.

Die Form der Kronzellen ist sehr verschieden dargestellt worden. Leuckart spricht von ihnen als von den »Einzeltrichtern«, was nach ihrer Form ganz unberechtigt ist. Die einzelne Zelle gleicht etwa einer der beiden Kronzellen des Glossiphoniden-Trichters (s. Textfig. 5). Basal stecken sie zwischen den Körbchenwandzellen festgekeilt, der obere Teil ragt frei heraus. Der freie Rand schlägt sich etwas nach außen um. Eine Cilien führende Rinne (*r*) zieht vom inneren basalen Ende längs über den breitlappigen Teil der Kronzellen, ihn dabei tief einsattelnd, und verstreicht gegen den Außenrand hin. Ein einziger Kern liegt in der lappenartigen Verbreiterung dicht über der Wimperrinne. Die Form der Kronzellen läßt sich aus dünneren Schnitten nur schwer rekonstruieren. Sehr schön kann man sie dagegen auf dicken

Schnitten in toto studieren. Zu diesem Zweck wurden Herpobdellen in Celloidin eingebettet (teils nach Färbung mit Boraxkarmin) und 100 μ dick geschnitten. Auf diese Art wurden öfters an den Ampullen die beiden gegenüberliegenden Wandungen abgetragen und das ganze Wimperorgan mehr oder weniger unverletzt freigelegt. Textfig. 5 zeigt Kronzellen aus solchen Präparaten. Sie setzen sich hier viel schärfer gegen ihre Umgebung ab, und es macht nicht den Eindruck, als seien sie mit dem Syncytium der Körbchenwand verschmolzen, wie es auf den Schnittbildern bisweilen den Anschein hat.

Immerhin ist aber ihre Beziehung zu den Zellen der Körbchenwand eine so enge und das Verhalten beider gegen Färbemittel so gleichartig, daß wir die Kronzellen als modifizierte Körbchenwandzellen betrachten dürfen. Da diese ihrerseits dem Endothel angehören, so sind auch die Kronzellen als besonders umgebildete Epithelzellen anzusprechen.



Textfig. 5.
Kronzellen von *Herpobdella.* (Zeichenapparat, C. Oc. 6, Obj. 5. 1/2.)

3. Die Centralmasse.

Das Körbcheninnere ist, wie bemerkt, von der Zellmasse erfüllt, welche einen mehr oder weniger syncytialen Charakter besitzt. Zellgrenzen sind nur undeutlich oder gar nicht erkennbar. Die Kerne sind häufig in Zügen angeordnet. Die Masse erfüllt das Körbchen und wölbt sich oben zwischen den Kronzellen in der Mitte etwas empor; an der entgegengesetzten Seite dringt sie durch den Ring und breitet sich hier etwas aus (s. Fig. 13 und Textfig. 4). Auf dünnen Schnitten sieht man deutlich, daß diese Centralmasse nirgends mit der Körbchenwand in direkter Verbindung steht. Aus Gründen aber, die ich weiter unten erörtern werde, nehme ich an, daß wenigstens in der Jugend eine solche Verbindung bestand. So bildet auch Bolsius (91a, Fig. 45) ein Präparat ab, das offenbar einem jugendlichen Tier entstammt, auf dem zwischen Körbchenwand und Centralmasse keine deutliche Grenze zu sehen ist. Daß aber bei älteren Individuen auch im Leben zwischen beiden tatsächlich ein freier Raum ist, dafür spricht schon die Form der Körbchenwandzellen. Diese zeigen nämlich an der nach dem Körbcheninnern gewendeten Seite kugelige Hervorwölbungen (s. Fig. 13, 15), wie sie nur an freien Begrenzungsflächen entstehen.

Die Zellen der Centralmasse sind nicht etwa Zerfallsprodukte, wie Graf meint (99, S. 248), sondern es sind wirklich lebende tätige Zellen. Zahlreiche Mitosen beweisen das (s. Fig. 13). Die Kerne selbst haben etwa die gleiche Größe wie die der Körbchenwandzellen. Der innere Aufbau der Centralmasse ist übrigens nicht ganz gleichmäßig. Oft (s. Fig. 15) findet man mehr oder weniger kompakte Klumpen von Protoplasma, in dem mehrere Kerne eingebettet sind, und daneben wieder Stellen, wo sich um jeden einzelnen Kern dunkler gefärbtes Plasma gesammelt hat, während mehr oder weniger breite Lücken dazwischen hinziehen. Diese Verhältnisse erinnern sehr an die des Kapselinhalts der Glossiphoniden.

Die erwähnten Lockerungen werden immer deutlicher gegen die Außenfläche der ganzen Centralmasse hin, und an dieser selbst findet man schließlich mehr oder weniger freie Zellen, offenbar in verschiedenen Stadien der Loslösung oder Anheftung begriffen. Diese Zellen sind nach Form, Größe, Kerngröße und Färbbarkeit von den Blutzellen nicht zu unterscheiden. Bisweilen kommen in der Centralmasse auch Vacuolen vor, niemals aber intracelluläre Kanäle, wie sie Leuckart zu sehen glaubte.

4. Beziehung des Wimperorgans zum Nephridium.

Die Mehrzahl der älteren Forscher nahm an, daß das Wimperorgan von *Herpobdella* den »Trichter«, d. h. die innere Öffnung des Nephridiums darstelle. Die Verbindung zwischen Nephridium und Wimperorgan wurde zwar nirgends abgebildet, außer in einem Schema von Bourne und einem solchen von Graf. Leuckart ging (01, S. 716) von der richtigen Überlegung aus, daß eine Kommunikation von Nephridium und Wimperorgan nur durch Vermittlung der Träger erfolgen könnte. Er bemerkte darüber: »Allerdings ist dieser Zusammenhang durch direkte Beobachtung nur schwer zu erweisen. Es ist mir auch nicht gelungen, ihn Schritt für Schritt zu verfolgen.« Trotzdem vertritt

Leuckart diese Kommunikation »mit aller Bestimmtheit«. Goodrich ist zwar für eine Verbindung, spricht sich aber nicht näher aus, wie er sich diese denkt. Graf schreibt auch nur (93, S. 173): »An dem der Wimperkrone gegenüberliegenden Teil der blasenförmigen Erweiterung vermute[1] ich die Verbindung mit dem Drüsenabschnitt des Nephridiums.« Obgleich er dann weiter (l. c. S. 174) meint: »Es ist begreiflich, daß man in einem solchen Chaos keinen rechten Überblick gewinnen kann«, nimmt er 1899 in den »Hirudineenstudien« die Verbindung als erwiesen an.

Diejenigen Autoren aber, welche die besten Abbildungen des Wimperapparates gaben: Bolsius, sowie Willem und Minne, erwähnen von einer Verbindung mit dem Nephridium nichts, ja leugnen eine solche ganz. Sie sind auch die einzigen, die ausdrücklich betonen, daß das Wimperorgan frei in der Ampulle aufgehängt ist. Leuckart, Graf und Bourne nehmen an, daß der ganze Apparat, oder wenigstens die Centralmasse, der Ampullenwand angelagert sei, und zwar gerade da, wo das Nephridium mit seinem drüsigen Teile an sie herantritt. Damit wäre ja dann die Verbindung gegeben.

Ganz anders ist jedoch die Sachlage, nachdem dargetan wurde, daß das Wimperorgan nur durch Träger mit der Ampullenwand verbunden ist, so daß nur diese Träger eine Verbindung mit dem Nephridium herstellen könnten. D. h. mit andern Worten: Das Nephridium müßte an einen dieser Träger herantreten, ein Strang von Nephridialzellen müßte in oder auf diesem hinziehen und wohl am Wimperorgan oder an der Centralmasse endigen. Davon ist jedoch nirgends etwas zu sehen. Niemals finden sich Nephridialzellen auf den Trägern oder sonstwo im Innern der Ampulle. Es bliebe also nur noch die Möglichkeit, daß die Träger von Kanälen durchzogen wären, welche die Excretionsprodukte zum Nephridium leiteten. Aber auch das ist nicht der Fall: die Träger sind völlig solid.

Das Nephridium nähert sich aber auch gar nicht in der Weise der Ampulle, daß die postulierte Verbindung möglich erscheint. Wohl tritt es hier und da bis an die Ampulle heran, aber dies geschieht nie in der Nähe der Träger. Es war auch in sämtlichen Fällen, die ich beobachtete, nur ein einziges Mal der drüsige Teil des Nephridiums, der doch allein die Kommunikation vermitteln könnte, welcher sich der Ampulle näherte. Sonst handelte es sich stets um Zellen, die zum ausführenden Abschnitt des Nephridiums gehörten. In diesen

---

[1] Von mir gesperrt.

Nephridialzellen war niemals auch nur eine Spur von Blut zu erblicken. In Präparaten, welche mit Hämatoxylin-Kaliummonochromat behandelt sind, färbt sich dies nämlich typisch dunkel-schiefergrau und kann daher unmöglich übersehen werden.

Injektionsversuche mit Berlinerblau ergaben eine gleichmäßige Verteilung des Farbstoffes durch alle blutführenden Räume. Im Nephridialkanal war dagegen nie eine Spur von Farbe.

Eine Kommunikation des Wimperorgans mit dem Nephridium besteht also bei *Herpobdella* bestimmt nicht.

5. Physiologie der Organe.

Die Auffassung der physiologischen Funktion des Wimperorgans war für die obengenannten Forscher gegeben durch ihre Ansicht über den Bau und die Beziehung des Organs zum Nephridium. Schon LEYDIG nahm an, daß die Organe die inneren Enden der Segmentalorgane repräsentierten. RATHKE meint, daß das rosettenartige Flimmerorgan excretorische Funktion besitze und mit dem »Wassergefäßsystem« in Verbindung stehe. So erblickten denn auch GEGENBAUR, LEUCKART, GOODRICH und GRAF im Wimperorgan das Nephrostom.

Den Ansichten dieser Forscher stehen aber die Befunde von BOLSIUS, wie die von WILLEM und MINNE direkt entgegen. Die genannten Autoren stellen eine Beziehung des Wimperorgans zum Nephridium ganz entschieden in Abrede. BOLSIUS auf Grund seiner anatomisch-histologischen Untersuchungen, WILLEM und MINNE hauptsächlich gestützt auf die Befunde an injiziertem Material. BOLSIUS wurde übrigens auf dem III. Internationalen Zoologenkongreß durch KOWALEWSKY unterstützt, als er in seinem Vortrage (96a) die selbst gestellte Frage verneinte: »Les néphridies dans les Hirudinées portent-elles un entonnoir à l'extrémité intérieure?« (97, S. 22).

WILLEM und MINNE injizierten in die Blutbahn von *Herpobdella* Berlinerblau. Niemals fanden sich dann Farbpartikelchen im Nephridialkanal. Wohl aber waren die äußeren Zellen der Centralmasse mit Farbe beladen. Diese äußeren Zellen sollen sich erst nachträglich angelagert haben, hier zerfallen und dabei den Zellen der Centralmasse als Nährmaterial dienen. Hierbei nehmen WILLEM und MINNE (99, S. 59), ebenso wie BOLSIUS (91a, S. 308), an, daß die Centralmasse einen Bildungsherd der Blutkörperchen darstelle. BOLSIUS' weitere Hypothese jedoch, daß das Wimperorgan auch der Blutbewegung diene, weisen sie zurück. Wie nun WILLEM und MINNE selbst sagen, sehen sie keineswegs den durch die Injektion hervorgerufenen Zustand des Organs als den normalen an (99, S. 62). Dies zeigt auch schon ein Vergleich ihrer Fig. 20 mit meiner Fig. 13. Auf der letzteren sieht man keine Zellen, die mit Excretionsprodukten beladen wären. Besonders die Zellen am Rande der Centralmasse zeigen ein Protoplasma, das frei ist von Einschlüssen, und ähneln nicht etwa denen aus der Kapsel der Glossiphoniden. Darin aber, daß die Zellen der Centralmasse nichts andres sind als Blutkörperchen, stimme ich mit Bolsius, wie mit Willem und Minne vollkommen überein. Die Zellmasse stellt nichts andres dar, als ein »blutbereitendes« Organ. Diesen Gedanken hat schon im Jahre 1868 Bidder ausgesprochen (68, S. 33). Die Centralmasse steht zum mindesten in der Jugend in direktem Zusammenhang mit den Körbchenzellen und dadurch auch mit dem Epithel der Cölomhöhle. Die Bildung der Blutkörperchen ist somit bei den Herpobdelliden auf die Centralmasse der Wimperorgane lokalisiert, wie bei den Glossiphoniden auf die Klappen des Dorsalgefäßes. Die zahlreichen Blutsinusse, die, wie oben gezeigt, in die Ampulle münden, sorgen für eine gleichmäßige Verteilung der Blutkörperchen im ganzen Tierkörper.

Eine große Anzahl der Zellen, welche den Inhalt des Körbchens bilden, hat sich aber, wie auch Willem und Minne fanden, wohl erst sekundär angelagert. Näheres hierüber im Abschnitt VI.

Die Blutkörperchen sind ihrer Natur nach Phagocyten. Wird nun durch Injektion ein Tier derart in anormale Verhältnisse versetzt, daß die freien Blutkörperchen die Blutbahn nicht mehr allein von Fremdkörpern reinigen können, so beteiligen sich auch die noch nicht abgelösten Zellen an der Oberfläche der Centralmasse durch Phagocytose an dem Reinigungswerk. Daher dürften die von Willem und Minne erhaltenen Bilder rühren.

Die Ansicht von Bolsius, daß die Wimperorgane auch der Blutbewegung dienen, kann ich nicht teilen. Beobachtet man am lebenden Tier die Tätigkeit der Cilien der Kronzellen, so sieht man, daß freie Blutkörperchen durch sie nur langsam bewegt werden. Auch die Injektionsbilder zeigen, daß die Wimperkraft der Kronzellen nur eine sehr schwache ist. Nur aus der nächsten Nähe der Kronzellen sind die Farbstoffpartikelchen zusammengestrudelt. Im übrigen Teil der Ampulle sind sie ganz gleichmäßig verteilt. Die Blutcirculation wird durch die Kontraktion der Wand der Blutbahnen bewirkt.

Die Wimperorgane stellen Bildungsstätten von Blutkörperchen dar, die in anormalen Fällen auch lymphoiden Charakter annehmen können. Die Excretionsprodukte selbst werden dem Nephridium durch Botryoidgefäße zugeführt, die besonders seinen drüsigen Teil reich umspinnen.

C. Untersuchungen an Hirudo und Haemopis.

1. Die Ampulle und ihre Beziehung zum Blutgefäßsystem.

Das Wimperorgan der Hirudiniden steht räumlich einerseits in Beziehung zu dem Nephridium, anderseits zu dem Hoden des betreffenden Segments. In den neun Segmenten, welche gewöhnlich Hoden enthalten, liegen sie diesen auf[1]. Außerdem erscheinen sie noch in den beiden darauf folgenden Segmenten. Hier wie dort legt sich ihnen der innere Endlappen des Segmentalorgans in einer Weise an, die noch beschrieben werden wird.

Diese elf Paar Wimperorgane liegen wie die der Glossiphoniden und Herpobdelliden im Blutstrome. Es mag hier nochmals betont werden, was schon im Teil IV dieser Arbeit ausführlich erörtert worden ist, daß sämtliche Blutbahnen der Hirudiniden nicht echte Gefäße, sondern Sinusse oder Lacunen von gefäßartigem Charakter sind.

Die Beziehung der Wimperorgane zu Hoden, Segmentalorgan und Lacunensystem veranschaulicht Fig. 16. Vom Hoden (*H*) führt das Vas efferens (*Ve*) zum Vas deferens (*Vd*). Von der Dorsalseite des Hodens nimmt ferner das Nephridium (*Nph*) seinen Ursprung, das sich nach links über das Vas efferens und Vas deferens hinzieht und sich als Schleife über die Endblase (*EB*) legt.

Von den injizierten Blutbahnen fällt vor allem der Ventralsinus (*V. S*) auf. Von ihm zieht ein Ast (*a*) über den Hoden, löst sich dort und auf dem Segmentalorgan capillar auf und gibt auch Ästchen zur ventralen Darmwand ab. Aus dem Capillargeflechte, das der Übersichtlichkeit wegen nur auf den genannten Organen dargestellt ist, bilden sich dann nach links hin wieder stärkere Äste, die sich vereinigen und zum Lateralsinus wenden (*b*). Letzterer ist in der Figur nicht mehr sichtbar.

Besonderes Interesse bietet der Sinus (*a*), der vom Ventralsinus her über den Hoden zieht. Er erweitert sich auf dem Hoden stark und zeigt drei mehr oder weniger kugelige Anschwellungen (*A*). Diese Ampullen stehen miteinander durch einen größeren Sinus in Verbindung, neben dem gewöhnlich noch ein kleinerer hinzieht. Die Einschnürungen sind meist so scharf, wie sie Fig. 16 wiedergibt. Manchmal aber sind sie auch nur schwach ausgebildet, und die Ampullen zeigen statt der kugeligen eine mehr ellipsoide Form. Auch die Dreizahl ist nicht immer gewahrt. Ich habe sowohl bei *Hirudo* als bei *Haemopis* Hoden getroffen, die vier bis fünf Ampullen trugen. Ein Exemplar von *Haemopis* zeigte ihrer sogar sieben. Ich halte jedoch die Dreizahl für das Normale; eine größere Zahl entsteht durch weitere Einschnürungen der Ampullen. So kann man auch Ampullen finden, die von einer seichten Ringfurche umzogen sind, so daß man sich nur schwer entschließen kann, ob man sie als eine oder als zwei zählen will.

---

[1] Ob in den Fällen, wo zehn Paar Hoden auftreten, auch zehn Paar Wimperorgane vorhanden sind, konnte ich nicht feststellen.

Von den Ampullen entspringen zahlreiche Capillaren, die den Hoden umspinnen, und ferner mehrere stärkere Ästchen zur Darmwand. Die meisten von ihnen sind sehr reich mit Botryoidzellen besetzt; einige aber, und vor allem auch die Ampullen selbst, entbehren völlig eines solchen Belages.

Die ampullenartigen Anschwellungen beschreibt schon G. Brandt (29) als »perlschnurförmige Herzen«. Gratiolet bildet sie 1862 sehr gut ab (62, Fig. 1). Weniger klar sind sie auf den Zeichnungen Goodrichs (99, Fig. 3) zu erkennen.

Bis zu den Ampullen zieht das Nephridium (*Nph'*), und sie sind es auch, die in ihrem Innern die Wimperorgane beherbergen. Bourne, der in den Wimperorganen die Nephrostomen erblickt, nennt die Ampullen, in denen diese liegen, »Perinephrostomialsinus« (84, S. 469). Goodrich (99), McKim (95) und andre sind ihm gefolgt. Ich ziehe jedoch die indifferente Bezeichnung »Ampulle« vor, zumal sie ausdrückt, daß wir es hier mit einem Analogon (wenn nicht gar Homologon) des Blutraumes zu tun haben, der bei *Herpobdella* das Wimperorgan umschließt. Schon Brandt stellte übrigens diese Bluträume den pulsierenden Gefäßblasen von *Herpobdella* als entsprechende Bildungen zur Seite.

Ob und wie sich die einzelnen Forscher das Wimperorgan in der Ampulle befestigt dachten, darüber konnte ich in der Literatur nur Andeutungen finden. Leuckart, McKim und Goodrich halten es für das Ende des Nephridiums, glauben also wohl, daß es einfach dem Zellstrang des Segmentalorgans aufsitzend in die Ampulle hineinhänge.

Um diese Verhältnisse in natürlicher Lage in toto betrachten zu können, wurden auf folgende Art Präparate angefertigt. Ein Hoden wurde rasch unter physiologischer Kochsalzlösung herauspräpariert und mit einer feinen Schere halbiert. Die Hodenhälfte mit den Ampullen wurde auf einen Objektträger gebracht, glatt ausgestreckt, eventuell unter Anbringung kleiner Einschnitte am Rande, mit einem Deckglase bedeckt, fixiert und mit Hämatoxylin gefärbt. Herr Prof. Schuberg war so liebenswürdig, mir von seinen eignen Präparaten, die in dieser Weise angefertigt waren, einige zur Untersuchung zu überlassen. Ein solches Präparat stellt Fig. 17 dar. Diese zeigt ein Stück der Hodenwand mit den verästelten Botryoidgefäßen (*Botr. Gf*), einigen abgeschnittenen Muskeln (*Msk*) und ein Paar Excretophoren (*Excr*). Von links her kommt das Vas efferens (*Ve*), von unten her der sog. Hodenlappen des Segmentalorgans (*Nph'*). Über diesen zieht ein Blutsinus (*x*) nach oben, der am Ende des Segmentalorgans rechtwinkelig nach rechts umbiegt und sich dreimal ampullenartig erweitert (*A*). Die ersten beiden Ampullen stehen durch einen, die beiden andern durch zwei Sinusgefäße in Verbindung. Von der dritten Ampulle zieht das Sinusgefäß weiter nach rechts, sich bald darauf gabelnd. Sowohl von der zweiten, als von der dritten Ampulle nehmen außer den genannten Blutbahnen noch weitere, von mehr capillarartigem Charakter ihren Ursprung. Diese Capillaren sind teils Sinusse von gefäßartigem Habitus (ka, ka_1, ka_2), teils besitzen sie einen Belag von gelben Botryoidzellen (*Botr. Gf*).

In den Ampullen selbst sieht man die Wimperorgane (*W.O*) als kugelige oder ellipsoide Gebilde, die sich in ihrer äußeren Form der der Ampullen anpassen. Von der Wand her ziehen zu den Organen feine, doppelt konturierte Streifen: die »Träger« des Wimperorgans. Ich möchte hier ausdrücklich bemerken, daß die ganzen Organe in Fig. 17 im optischen Durchschnitt dargestellt sind.

Die Ampullen der Hirudiniden unterscheiden sich von denen der Herpobdelliden im wesentlichen dadurch, daß ihnen jeglicher Belag von Botryoidzellen fehlt. Schon auf dem Totalpräparat (Fig. 17) ist dieser Mangel deutlich zu erkennen; Schnitte bestätigen den Befund (s. Fig. 18 und 19). Das Bindegewebe bildet größtenteils unmittelbar ihre Wände. Hin und wieder sieht man vereinzelte Epithelzellen (*Ep*) mit ihren Kernen die Wand bedecken. Das umgebende Bindegewebe zeigt in die Grundsubstanz eingebettete kleinere Kerne (*Bgw.K*), welche Plasmaanhäufungen um sich haben. Die Bindegewebsfibrillen verlaufen in der Nähe der Ampulle parallel zu deren Oberfläche. Sie sind dort auch dichter gedrängt, und diese Partie erscheint hierdurch dunkler. Dies mag McKim veranlaßt haben, von einer besonderen Sinuswand zu sprechen (95, S. 159). Er spricht sich übrigens nicht über ihren Bau aus und stellt sie in seinen Figuren einfach durch eine dunkelorange Linie dar.

2. Das Wimperorgan.

a. Die Träger.

Von der Ampullenwand ziehen auch hier »Träger« zum Wimperorgan. K. C. Schneider allein hat sie bis jetzt erwähnt (02, S. 443), wenn auch aus seiner Beschreibung ihre Natur nicht deutlich erkennbar ist. Er hält sie für »eine Wucherung des Peritoneums«. Die Träger ähneln völlig denen von *Herpobdella*. Es sind starke Bindegewebszüge von wechselndem Querschnitt. Bald ist dieser rund, bald flach, hier dreieckig, dort viereckig. Bindegewebsfibrillen sind im Innern deutlich zu erkennen, und hier und da sind in die Grundsubstanz auch kleine Kerne eingesprengt. Von diesen unterscheiden sich die Kerne der aufgelagerten Epithelzellen hinreichend. Schneider hat diese kleinen Kerne augenscheinlich nicht gesehen oder mit den Epithelkernen verwechselt. Das Vorhandensein des Epithels selbst konnte er sowohl für die Ampulle, als auch für die Träger konstatieren.

Die Träger nehmen von verschiedenen Stellen der Ampullenwand ihren Ursprung. Bisweilen erstrecken sie sich noch ein ganzes Stück in den Verbindungssinus zweier Ampullen hinein. Dies brachte mich zuerst zur Vermutung, es bestünde vielleicht durch Träger, die von einem bis zum andern Wimperorgan ziehen, eine Verbindung zwischen diesen. Genaue Untersuchungen ergaben aber, daß dies nie der Fall ist, daß die Träger sich vielmehr stets zur Sinuswand begeben.

Häufig (Fig. 19) sind Träger zu beobachten, die sich nach der Ampullenwand hin wurzelartig zerteilen. Beim Eintritt jedes Trägers in die Wand strahlen die Bindegewebsfibrillen nach verschiedenen Seiten auseinander, so das Ganze verankernd.

b. Die Gitterkugel.

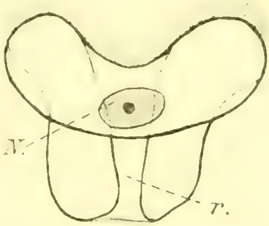
An den Trägern ist inmitten der Ampulle ein Gebilde aus Bindegewebe aufgehängt, das sich seiner Form nach am besten mit der Gitterschale einer Radiolarie vergleichen läßt. Es ist ein vielfach durchbrochenes Gerüst, welches dem Wimperorgan zur Stütze dient. Bourne hatte schon (84, Fig. 50) Bindegewebe als Unterlage einiger Wimperzellen abgebildet. McKim konnte dagegen »von dem Vorhandensein dieses Gewebes im Trichterorgan nie eine Spur entdecken« (95, S. 148).

Auch Leuckart (01) erwähnt nichts davon. Schneider dagegen hat (02, S. 442) das Vorhandensein und die Verteilung der Bindesubstanz richtig erkannt. Mit dem Epithel, welches die Träger überkleidet, steht einerseits das Epithel in Verbindung, das die Gitterkugel außen überkleidet, anderseits ein einschichtiger Zellbelag, der das bindegewebige Gitterwerk innen überzieht (*Gz*). Diese Verbindung findet durch Lücken in der Gitterschale statt, die nicht wie die meisten andern von Kronzellen umstellt sind. Dies auskleidende Epithel stellt ein Syncytium dar mit ziemlich großen, kugeligen Kernen, ähnlich wie die »Körbchenwand« von *Herpobdella*. In Fig. 18 ist es an einigen Stellen quer (*Gz*), an andern tangential (Gz_1) getroffen.

c. Die Kronzellen.

Gegen den Innenraum des ganzen Organs setzt sich diese Zellschicht (*Gz*) deutlich ab. Wo Öffnungen an der Gitterkugel sind, biegt die Zelllage nach außen um und trägt hier, wie bei *Herpobdella*, die Kronzellen. Zwischenräume zwischen den Kronzellen werden durch einzelne Zellen des Syncytiums überbrückt (s. Fig. 18, 19). An einigen Öffnungen fehlen die Kronzellen, wie schon oben bemerkt.

Die Kronzellen setzen sich gegen ihre Umgebung nicht scharf ab, wenigstens nicht auf Schnitten. Bedeutend besser läßt sich ihre Form am intakten Organ, sowie an Zupf- oder Schüttelpräparaten studieren. Zu letzterem wurde Material, welches mit Sublimat fixiert war, auf dem Wasserbad bis zum Zerfall gekocht, geschüttelt und centrifugiert. So wurden die einzelnen Zellen isoliert. Isolierte Kronzellen zeigen — wie auch die der Totalpräparate — eine Form, wie sie Textfig. 6 wiedergibt. Sie gleichen vollständig denen von *Herpobdella* (s. Textfig. 5). Sie haben einen Kern (*N*), der über der Wimperrinne (*r*) gelagert ist, eine lappenartige Verbreiterung am freien Ende, die sich nach der nicht bewimperten Außenseite hin umschlägt.



Textfig. 6.

Kronzellen von *Hirudo medicinalis*. (Zeichenapparat, C. Oc. 6, homog. Imm. 1/12.)

Die Kronzellen ordnen sich stets zu mehreren in verschiedener Zahl um einen Durchbruch in der Gitterschale, derart, daß die Wimperrinnen alle der Öffnung zugewandt sind; durch die basale Vereinigung der Kronzellen sieht es dann öfters aus, als habe man einen bewimperten Kanal vor sich, der ins Innere der Gitterkugel führt.

Das Studium dieser Verhältnisse wird oft wesentlich dadurch erschwert, daß das Wimperorgan selbst Einschnürungen hat. Trifft man auf Schnitten eine solche Einschnürung, so stellt sich diese als tiefe Lücke dar, der sich die Kronzellen zuwenden. Es macht dann den

Eindruck, als lägen solche auch im Innern des Organs. Vergleiche mit Totalpräparaten ergeben den wahren Grund dieser Erscheinung. Sie wurde von McKim (95) in seinen Fig. 2 und 3 dargestellt.

Die Kronzellen tragen ebenso wie das Syncytium an ihrer Außenseite einen feinen Überzug von Bindegewebe. Dieser erstreckt sich wie bei *Herpobdella* bis zu dem Umschlagsrand der Kronzellen und setzt der Bewimperung eine Grenze. Dieses Bindegewebe steht mit dem der Gitterschale in Verbindung. Auf ihm liegen hin und wieder vereinzelte flache Epithelzellen, welche das ganze Organ an der Außenseite überkleiden. Die Verteilung und das Verhalten des Epithels zur Gitterkugel entspricht in so hohem Maße den Verhältnissen am Körbchen der Herpobdelliden, daß ich mir wohl ersparen kann, weiter darauf einzugehen. Nebenbei möchte ich noch bemerken, daß ich auch gelegentlich einige Kronzellen fand, die in ihrem Innern Vacuolen enthielten.

3. Die Centralmasse.

Schon ein Totalpräparat (Fig. 17, Taf. III) zeigt das ganze Innere des Wimperorgans erfüllt von einer Masse kleiner Zellen. Bei der Beschreibung dieser Centralmasse brauche ich nur auf das zu verweisen, was schon früher über die Centralmasse von *Herpobdella* gesagt wurde. Sie erfüllt fast den Innenraum der Gitterschale völlig. Im Centrum ist sie gewöhnlich syncytialen Charakters, gegen die Außenseite treten Lücken und Spalträume auf, und an der Oberfläche endlich sind auch freie Zellen zu finden. Massen solcher Zellen dringen bis in die Kanäle der Kronzellen und wölben sich auch über die Öffnungen der Gitterschale hervor. Ein entsprechendes Bild zeigte auch *Herpobdella*, deren Centralmasse an zwei Stellen vom Blutstrom bespült wird, wie oben beschrieben wurde.

In der Centralmasse von *Hirudo* und *Haemopis* findet sich jedoch noch eine weitere Stelle, an der die Ablösung der Zellen geschieht. Die Centralmasse ist nämlich nicht solid, sondern sie zeigt in ihrer centralen Partie einen Hohlraum von oft recht beträchtlicher Größe (Fig. 18 *Z.H*). Auch von der Umgrenzung dieses Hohlraumes lösen sich Zellen ab und erfüllen ihn mehr oder weniger. Die frei gewordenen Zellen oder Blutkörperchen verlassen von diesem centralen Hohlraum aus das Wimperorgan durch die Kanäle der Kronzellen (s. Fig. 18). Hier wie bei den Glossiphoniden und Herpobdelliden könnten jedoch die wechselnden Bilder ebensogut als verschiedene Stadien der Anheftung von Zellen aufgefaßt werden.

Die Zellen der Centralmasse sind keine Zerfallsprodukte, wie Bourne (84) annahm; sie zeigen auch nicht die von McKim (95, S. 157) beschriebenen »Lumina unzähliger feinster Kanälchen«. Ich konnte ferner keine Vacuolen in der Centralmasse finden, die etwa zu einer Verwechslung mit Kanälchen Anlaß gegeben hätten. Die beschriebenen Kanälchen können daher meiner Ansicht nach nur die Spalten und Lücken in der Centralmasse gewesen sein, welche sich zwischen einzelnen Zellkomplexen hinzogen. Diese Vermutung scheint um so berechtigter zu sein, da Bourne auch den Lückenraum zwischen der Centralmasse und dem Syncytium, das die Gitterschale innen überkleidet, als einen »breiten, bewimperten, peripheren Kanal« beschrieb und abbildete.

4. Beziehung des Wimperorgans zum Nephridium.

Wie bei den Glossiphoniden und Herpobdelliden wurde auch das Wimperorgan der Hirudiniden als Nephrostom angesprochen. Bourne, der die Organe 1884 entdeckte, hielt sie zwar für obliteriert und funktionslos (84, S. 488), was er auch noch 1893 betonte (93, S. 559). Dem traten aber bald Leuckart (03, 01) und McKim (95) entgegen; beide sehen im Wimperorgan den tätigen Trichter des Nephridiums, dessen Hodenlappen er aufsitze.

Fig. 17, Taf. III zeigt die Beziehung, in der die genannten Organe zueinander stehen. Der Hodenlappen des Nephridiums (*Nph'*) tritt bis an die Ampullen heran. Sein Ende verbreitert sich schüsselförmig etwas und schmiegt sich auf eine Strecke weit der Ampulle an. Es sind auch an dieser Stelle keine Träger zu bemerken, die etwa vom Wimperorgan nach den Stellen der Ampullenwand hinziehen, denen außen die Nephridialzellen anliegen. Eine Kommunikation ist also ausgeschlossen. McKim bringt nun zwei Figuren, in denen sich die Nephridialzellen durch kleine Kanälchen in die Ampulle öffnen, wobei Züge der Centralmasse bis zu diesen Öffnungen hinziehen. Ich habe ähnliches nie gefunden. Wenn sich kleine Zellen der Ampullenwand innen irgendwo anlegten, so waren dies freie Blutzellen, aber keine Zellen, die mit der Centralmasse irgendwie in Verbindung standen. Noch weniger aber fand ich je Nephridialzellen in der Ampulle, wie es McKims Fig. 20 darstellt. Daß hier ein Beobachtungsfehler vorliegt, erscheint mir um so wahrscheinlicher, als McKim zwischen dieser Nephridialzelle und dem Hodenlappen eine »Sinuswand« hinziehen läßt. Ich habe schon oben gezeigt, und stimme darin auch mit Schneider (02) überein, daß eine eigentliche besondere Wand der Ampulle überhaupt nicht existiert.

Eine Verbindung wäre auch aus dem Grunde schon merkwürdig, weil sie in allen von mir untersuchten Fällen allein mit den Wimperorganen zweier Ampullen bestehen könnte. Wie Fig. 17 zeigt, tritt der Hodenlappen nur mit den beiden äußeren (Figur: linken) Ampullen in Berührung; die innere berührt er überhaupt nicht. Verbindungen des Wimperorgans dieser Ampulle mit den beiden andern, etwa durch Träger, welche die Sinusse durchzögen, bestehen nicht, was schon oben betont wurde. Wie man sich auf Totalpräparaten und Schnitten überzeugen kann, sind aber die Wimperorgane in den einzelnen Ampullen ganz gleich gebaut. Es beständen also dann zwei tätige und ein funktionsloses Organ von ganz gleicher Struktur und Lebensäußerung. Denn auch in den vom Hodenlappen nicht berührten Ampullen sind die Cilien in Tätigkeit, wovon man sich am lebenden Objekt überzeugen kann.

Auch GOODRICH, der doch für *Herpobdella* eine offene Verbindung zwischen Nephridium und Wimperorgan annahm, stellt für *Hirudo* eine solche in Abrede (99, S. 492). Im ablehnenden Sinne sprachen sich ferner O. SCHULTZE (83, S. 88), BOLSIUS (92, S. 52) und SCHNEIDER (02, S. 440) aus.

Neben den morphologischen Befunden ergaben auch Injektionen ein durchaus negatives Resultat. Falls Nephridialkanälchen, besonders in der von MCKIM behaupteten Weite, in die Ampulle mündeten, so hätte das Berlinerblau auch in sie eindringen müssen. Während nun der Farbstoff die Ampullen völlig erfüllte und bis in die Kanäle zwischen den Kronzellen eindrang, fand sich in dem Kanälchen der benachbarten Nephridialzellen davon nicht die geringste Spur.

5. Physiologie der Organe.

Das Wimperorgan hat mit dem Segmentalorgan, wie mit der Excretion überhaupt, gar nichts zu tun. Seine Funktion ist vielmehr die gleiche wie bei *Herpobdella*: Es ist ein Bildungsherd der Blutkörperchen. Die Entstehung von Blutzellen aus der Centralmasse habe ich bei *Herpobdella* geschildert. Nur liegen bei den Hirudiniden die syncytialen Jugendstadien nicht im Centrum der Masse, sondern der Innenwand der Gitterschale genähert. Die Loslösung erfolgt sowohl auf der Oberfläche, als in dem centralen Hohlraum.

Die Blutkörperchen stammen vom Epithel der Cölomhöhle, da ja die Centralmasse ein Abkömmling dieses Gewebes ist. Auch SCHNEIDER schreibt (02, S. 443): »Es handelt sich wohl um eine Bildung von Blutzellen von seiten des Peritoneums.«

Betrachtet man eine abgetragene Hodenhälfte unter physiologischer

Kochsalzlösung bei stärkerer Vergrößerung, so sieht man deutlich die Wimperbewegung der Kronzellen. Sie ist zwar zu schwach, um als Antrieb für den Blutstrom angesehen zu werden, reicht aber hin, die Blutkörperchen aus dem centralen Hohlraum hinaus zu strudeln und sie in die Blutbahn zu befördern. In der Ampulle selbst liegen oft ganze Massen solcher freien Blutzellen klumpenweise zusammen. Die Sinusse, welche von der Ampulle wegführen, beherbergen sie auch in großer Zahl. Dort sammeln sie sich bisweilen in solcher Menge, daß sie Pfröpfe bilden, welche den Sinus an solchen Stellen beträchtlich erweitern.

Aus dem Dargelegten geht hervor, daß die Wimperorgane der Hirudiniden als Bildungsherde von Blutzellen anzusehen sind.

Was die Excretion selbst betrifft, so nehme ich auch hier, wie bei Herpobdelliden an, daß die Excretionsprodukte dem Segmentalorgan durch die zahlreichen, es umspinnenden Botryoidgefäße zugeführt werden. Dieser Ansicht scheint auch Bourne zu sein, wenn er (84, S. 488) schreibt: »It is interesting to note in this connection that the nephridium of *Hirudo* possesses a much fuller blood-supply than the nephridium of the genera which present a better developed funnel.«

VI. Allgemeine, vergleichende Bemerkungen.

Leider war es mir vorerst nicht möglich, die Wimperorgane der Hirudineen auch entwicklungsgeschichtlich zu untersuchen. Trotzdem möchte ich mit einigen Worten auf die Arbeiten von Bürger (91, 94, 02) und McKim (95) eingehen.

Bürger gab für *Hirudo* an (94, S. 450 ff.), daß aus einer sog. »Trichterzelle« sich zuerst der Schleifenteil, dann der Hodenlappen des Nephridiums entwickle. Er nimmt dabei als selbstverständlich und durch Leuckart nachgewiesen an, daß die Wimperorgane das Ende (den Trichter) des Hodenlappens bildeten. Demgegenüber bemerkte schon McKim (95, S. 163), der sonst ganz auf dem Boden Bürgers steht: »Leider erwähnt Bürger nichts von einem Unterschied zwischen dem eigentlichen Hodenlappen selbst und seinem Trichteranhang«.

Da nun das Wimperorgan, wie ich oben gezeigt habe, epithelialer Natur ist, so scheint es ausgeschlossen, daß auch dies Organ von der Trichterzelle abstamme. Die Fig. 25—28 McKims beweisen auch nicht überzeugend, daß das Wimperorgan im Zusammenhang mit dem Hodenlappen entwickelt wird.

In seiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte von *Glossiphonia*

(02, S. 532 ff.) bemerkte dann Bürger über die Entstehung des Nephridiums folgendes. — Im Keimstreifen treten zunächst auffallend große Zellen, die »Nephroblasten« auf. Ein solcher Nephroblast teilt sich inäqual in eine kleinere Zelle, die »Trichterzelle« und eine größere, die auch weiterhin als Nephroblast bezeichnet wird. Aus letzterer Zelle entsteht der Schleifenteil des Nephridiums. »Die Trichterzelle liefert aber nur die Kronzellen nebst der Stielzelle (also den eigentlichen Trichter), während das Receptaculum oder die Nephridialkapsel, wie Graf, bzw. Leuckart und Oka die Blase nennen, welche eigentlich zwischen Trichter und Schleifenteil eingeschaltet ist — aus dem übrigen mehrzelligen Abschnitt der Anschwellung ihren Ursprung nimmt« (02, S. 533/534). Die Kapsel selbst soll aus der genannten Anschwellung des Schleifenteiles hervorgehen, indem in diesem, anfangs soliden Organe sich ein Spaltraum entwickelt, und die Zellen auseinander weichen.

Dem stehen die Befunde gegenüber, die ich oben übereinstimmend mit Oka für Kapseln junger Glossiphoniden angegeben habe, welche deutlich dartun, daß die Kapselzellen von der Kapselwand abstammen, welche ihrerseits echtes Cölomepithel zeigt.

Da ferner auch Whitman (87) zu etwas andern Resultaten als Bürger gekommen ist, so meine ich, daß neue embryologische Untersuchungen bei den verschiedenen Hirudineengattungen nötig sind, um über die Entstehung der Wimperorgane Klarheit zu schaffen. Es wären hierbei besonders Differentfärbungen zu empfehlen, an Stelle der fast allein angewandten Eisenhämatoxylinmethode oder der einfachen Färbung mit Hämatoxylin und Eosin.

Einen Punkt möchte ich jedoch noch aus den Untersuchungen Bürgers hervorheben. Es ist dies die Entstehung des Trichters bei den Glossiphoniden. Bürger bemerkte hierüber (02, S. 534): »Die Trichterzelle teilt sich in drei Zellen, welche ein etwa eiförmiges Knöpfchen bilden, das sich in die Bauchhöhle hineingebohrt hat und frei in dieselbe hervorragt. Wir unterscheiden eine centrale Zelle und zwei Zellen, welche erstere kugelschalig umgeben ... Übrigens grenzen sich die drei Zellen wenig gegeneinander ab. Alsbald sehen wir die mittlere Zelle von einem Kanal durchbohrt, sie wird zur Stielzelle, und nunmehr erheben sich die beiden seitlichen Zellen etwas über jene hinaus, biegen sich auswärts und gewinnen hierdurch schnell das Aussehen der beiden für den Nephridialtrichter von *Clepsine* charakteristischen Kronzellen. Danach konstatieren wir auch schon den Ciliensaum, welcher die Oberseite der Kronenzellen bekleidet.«

Diese Ausführungen sind von hohem Interesse, besonders wenn man sie mit den Befunden vergleicht, die SELENSKY (07a, 08) an den sog. »Urnen« der Sipunculiden gemacht hat. Diese Urnen sind Formelemente der Cölomflüssigkeit und zum Teil auch des Blutes. Sie entstehen an der Cölomwand oder Blutgefäßwand aus einer eiförmigen Erhebung des Bindegewebes und einiger Endothelzellen. Später differenzieren sich diese Endothelzellen, indem eine sich zu einer ansehnlichen Wimperzelle entwickelt, die übrigen dagegen teils degenerieren, teils als dünne Außenhülle der Urnen sich erhalten. Die Wimperzelle der Urne hat erhebliche Ähnlichkeit mit den Kronzellen namentlich der Herpobdelliden und der Hirudiniden. Die Urnen lösen sich später ab und schwimmen frei in der Cölomflüssigkeit herum. Besonders interessant ist, daß an der Bildung der Urnen, wie bei den Wimperorganen der Hirudineen, das Bindegewebe sich energisch beteiligt.

BÜRGERS Beobachtungen über die Entwicklung der Trichter der Glossiphoniden stimmen nun mit denen SELENSKYS über die Urnen ziemlich überein, wenn BÜRGER die drei Bildungszellen nicht die Cölomwand durchbohren, sondern sie dieser aufsitzen ließe und die tatsächliche Beteiligung des Bindegewebes erwähnte.

Es ist jedoch klar, daß sich nur die Kronzellen der Hirudineenwimperorgane, besonders die der Gnathobdelliden, mit den Urnen der Sipunculiden vergleichen lassen, wobei noch zu berücksichtigen ist, daß trotz der nicht unerheblichen Ähnlichkeit in Bau und Funktion doch auch eine abweichende, eigenartige Ausbildung der Urnen vorhanden ist.

Sowohl die Wimperorgane der Hirudineen als die Urnen der Gephyreen haben mit der Excretion nichts zu tun. Beides sind vielmehr zunächst »blutreinigende Organe«. Bei den Hirudineen erlangen die Organe eine relativ hohe Entwicklung, indem sich ihre Endothelzellen differenzieren in Wimperzellen und in eine Centralmasse, aus welch letzterer sich Blutkörperchen entwickeln. Bei den Glossiphoniden können diese Blutzellen nicht in die Cölomblutbahnen gelangen; ihr Organ nimmt daher einen lymphoiden Charakter an und tritt sekundär durch Stoffwechselaustausch in Beziehung zum Nephridium. In Beziehung zum Nephridium treten die Wimperorgane der Herpobdelliden und Hirudiniden nur insoweit, als sie Blutzellen liefern, welche späterhin die Excretstoffe, mit denen sie sich beladen haben, an das Nephridium abgeben.

Bei Besprechung der einzelnen Familien wurde schon darauf hingewiesen, daß die Deutung der Wimperorgane als Bildungsstätte von Blutkörperchen nicht die einzige Erklärungsmöglichkeit ist. Die Bilder, welche die Centralmasse darbietet, ähneln zwar sehr denen aus dem roten Knochenmark der Säugetiere, aber auch ebenso sehr denen, die man bei starker Bakterieninfektion im Blute findet. Im letzten Fall lagern sich die Leucocyten dicht um die Infektionskeime und verschmelzen dabei oft zu mehreren zu Syncytien ähnlichen Gebilden. So sind wohl auch die Zellen in der Kapsel der Glossiphoniden und der Centralmasse der beiden andern Familien zum großen Teil erst nachträglich zugewandert, haben sich, mit Excretionsprodukten beladen, angelagert und sind erst sekundär mit den schon vorhandenen Zellen verschmolzen. In diesem Sinne sprechen sich ja auch Goodrich, sowie Willem und Minne aus, besonders für *Herpobdella*, neuerdings vor allem auch Cuénot (02, S. 79 ff.). Mit letzterem stimme ich überein, wenn er sich die Centralmasse aus Zellen zusammengesetzt denkt, die teils in diesen Organen direkt entstehen und darin ihr ganzes Leben verbleiben, außerdem zum Teil aus Amöbocyten des Cöloms, welche durch die Wimperströmung zugeführt worden sind. Praktisch ist es unmöglich, diese beiderlei Zellen zu unterscheiden (l. c. S. 92).

Während Kowalewsky und Brumpt (1900) in den Wimperorganen vorwiegend blutbereitende Organe sehen, besonders auf Grund aufgefundener Mitosen, Willem und Minne dagegen mehr zur Ansicht neigen, daß die Zellen der Centralmasse erst nachträglich zugewandert sind, was übrigens Kowalewsky zum Teil zugibt, meint Cuénot (l. c. S. 93) sehr richtig: »Schließlich können auch alle recht haben; es ist unbestreitbar, daß es Zellen gibt, die in den Ampullen entstehen, denn man sieht hier Mitosen, und es ist ebenfalls sehr wahrscheinlich, daß Phagocyten des Cöloms hierher geführt werden und auf die Dauer hier bleiben.«

Wir haben also in den Wimperorganen der Hirudineen das vor uns, was Cuénot als: »agglutinierende und ciliophagocytäre Organe« bezeichnet.

In keiner der drei genannten Familien sind die Wimperorgane dagegen als Teile der Nephridien, als Nephrostome aufzufassen.

Eine entsprechende physiologische Deutung kommt wohl auch den »Urnen« der Gephyreen zu. Auch darauf wies Cuénot hin (l. c. S. 94): »Alle diese Organe haben eine gemeinsame Eigentümlichkeit, nämlich die, das Cölom von Abfallskörnern und degenerierenden Zellen zu befreien, welche hier suspendiert sind, und ein gemeinsames

Charakteristikum, das Vorhandensein eines Wimperapparates, der bei der Sammlung dieser Körner eine aktive Rolle spielt.« SELENSKYS Untersuchungen führten zu einem im allgemeinen übereinstimmenden Ergebnis.

Vergleicht man den Aufbau der Wimperorgane der Glossiphoniden, Herpobdelliden und Hirudiniden, so weisen die beiden letzten Familien von vornherein mannigfache Ähnlichkeiten auf. Bei beiden hängen die Organe an Stielen frei in die Ampulle hinein; sie besitzen ein stützendes Gerüst aus Bindegewebe (der Ring der Herpobdelliden, die Gitterschale der Hirudiniden); bei beiden ist dies Bindegewebe von einem Endothelüberzug bedeckt, der außen aus einzelnen Zellen, innen aus einem einschichtigen, syncytialen Belag besteht. Einzelne Zellen am distalen Ende des Belages sind zu besonders gestalteten, in beiden Gruppen fast völlig gleichen Wimper- oder Kronzellen differenziert. Diese gruppieren sich bei *Herpobdella* rosettenförmig um eine einzige Öffnung, während sie bei den Hirudiniden um viele solcher Öffnungen angeordnet sind. Die Wimperzellen selbst sind sich so ähnlich, daß sie isoliert nicht zu unterscheiden sind (vgl. Textfig. 5 u. 6). Im Innern des Organs liegt bei den beiden Gruppen eine Centralmasse von Zellen, die als Bildungsherd und auch als Sammelstätte von Blutkörperchen anzusehen ist. Diese Centralmasse wird vom Blutstrom an Stellen bespült, die teils von Wimperzellen umgeben sind, teils solcher entbehren. Das Wimperorgan der Hirudiniden ähnelt in allen Punkten dem der Herpobdelliden, nur hat es durch die Vermehrung der Wimperrosetten einen etwas komplizierteren Bau erhalten.

Aber auch das Wimperorgan der Glossiphoniden läßt sich zu den beiden vorgenannten Gruppen in Beziehung bringen. Fig. 1 stellt rechts eine Kapsel samt Wimperorgan von *Glossiphonia* dar. Über das Bindegewebe der Kapsel zieht das Endothel der Leibeshöhle hin. Es überkleidet ferner den Stiel und die Unterseite der Kronzellen. Hier (vgl. Textfig. 1) biegt es um und stellt an der Innenseite des Bindegewebes die radiär gestreifte Zone dar, welche durch die kleinen Kerne charakterisiert ist. Diese zieht, die Stielzelle begleitend, ins Innere der Kapsel hinein bis zur Fußplatte, biegt hier rückläufig um und geht schließlich in das Endothel der Kapsel über. Daß in dem Teil des Stieles, der in die Kapsel hineinragt, tatsächlich zwei Zellschichten um die Stielzelle liegen, geht aus Fig. 3 und Fig. 4 (einem Querschnitt durch diese Region) hervor. Die gleichen Verhältnisse weist übrigens das Vas efferens bei seiner Einmündung in den Hoden auf.

Die Stielzelle selbst und die beiden Kronzellen sind nichts andres als besonders modifizierte Zellen dieses Endothels, zu dem sie demnach in dem gleichen Verhältnis stehen, wie die Kronzellen von *Herpobdella* zu den Zellen des Körbchens. Einen sehr wesentlichen Unterschied zwischen den Glossiphoniden und den beiden andern Gruppen bildet die nur bei den ersteren vorhandene kanalförmige Stielzelle, welche die beiden Kronzellen trägt. Bei den Herpobdelliden und Hirudiniden findet sich nichts, was sich dieser Stielzelle vergleichen ließe.

Wie oben an Fig. 1 gezeigt wurde, ziehen durch den Ventralsinus Bindegewebsstränge zur Kapsel. Denken wir uns nun, daß die Lacune sich weiter ventral und seitlich von der Kapsel ausdehnt, so wäre schließlich das ganze Organ nur noch an Trägern in einer Lacune aufgehängt, ebenso wie das von *Herpobdella*. Der Zutritt zur Centralmasse ist bei *Glossiphonia* konstant von zwei oder — mit der Stielzelle — von drei Zellen umstellt, während bei *Herpobdella* eine größere und variable Zahl von Kronzellen auftritt, die schließlich bei Hirudiniden zu einer großen Anzahl solcher anwächst, die sich auf mehrere Rosetten verteilen.

Bei allen drei Gruppen finden wir also agglutinierende, phagocytäre Organe im Sinne Cuénots und mit diesen verbunden Wimperzellen, die sich unter Teilnahme des Bindegewebes gleichartig aufbauen. Diese Wimperzellen erinnern an die Urnen der Gephyreen, nur ist ihre Entstehung auf ganz bestimmte Orte lokalisiert, und sie haben nicht die Fähigkeit, sich loszulösen.

Heidelberg, im Dezember 1908.

Literaturverzeichnis.

04. E. Arnesen, Über den feineren Bau der Blutgefäße der Rhynchobdelliden. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXXVIII.

99. R. S. Bergh, Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane. Diese Zeitschr. Bd. LXVI.

68. A. Bidder, Untersuchungen über das Blutgefäßsystem einiger Hirudineen. Med. Diss. Dorpat.

94. R. Blanchard, Hirudinées de l'Italie continentale et insulaire. Boll. Mus. Torino. IX.

89. H. Bolsius, Recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées. La Cellule. V.

90. — Intracelluläre Gänge. Biol. Zentralbl. X.

91. E. Bolsius, Nouvelles recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées. La Cellule. VII.

91a. — Les organes ciliés des Hirudinées I. L'organe cilié du genre Nephelis. La Cellule. VII.

92. — Anatomie des organes segmentaires des Hirudinées d'eau douce d'après des recherches cytologiques. Annal. Soc. Sc. Bruxelles. XVI.

93. — Notice sur l'anatomie de l'organe segmentaire d'Enchytraeides. Anat. Anz. VIII.

94. — Les sphincter de la néphridie des Gnathobdellides. La Cellule. X.

94a. — A word of reply to Mr. Bourne's Review: The nephridia of Leeches. Anat. Anz. IX.

94b. — Contribution à l'anatomie des Glossiphonides (Clepsinides). Zool. Anz. XVII.

94c. — Sur les organes ciliés des Hirudinées du genre des Glossiphonides. Annal. Soc. Sc. Bruxelles. XVIII.

96a. — Les néphridies dans les Hirudinées portent-elles un entonnoir à l'extrémité intérieure? C. R. 3. Congr. Intern. Zool. Leyde.

97. — L'union des cellules néphridiales des Glossiphonides et l'indépendance du prétendu entonnoire des Herpobdellides. Annal. Soc. Sc. Bruxelles. XXI.

99. — Sur la structure du protoplasme dans les cellules épithéliales. Zool. Anz. XXII.

99a. — De plaatsing der zoogenaamde, »nephridial-trechters« der Haementeria officinalis. Tijdschr. Niederl. Dierk. Ver. 2. D. 6.

00. — Recherches sur l'organe cilié de l'Haementeria. La Cellule. XVII.

80. A. G. Bourne, On the structure of the nephridia of the medicinal leech. Quart. Journ. Micr. Sci. XX.

84. — Contribution to the anatomy of the Hirudinea. Quart. Journ. Micr. Sci. XXIV.

88. — The vascular system of the Hirudinea. Zool. Anz. XI.

93. — The nephridia of leeches. Quart. Journ. Micr. Sci. XXXIV.

29. Brandt und Ratzeburg, Medizinische Zoologie. Bd. II. Berlin.

49. S. Budge, Clepsine bioculata Sav. Verh. Naturhist. Ver. preuß. Rheinlande.

91. O. Bürger, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zool. Jahrb. Abt. Anat. und Ontog. IV.

94. — Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Embryologie von Hirudo und Aulastomum. Diese Zeitschr. LVIII.

02. — Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. (Clepsine.) Diese Zeitschr. LXXII.

97. L. Cuénot, Les globules sanguins et les organes lymphoides des invertébrés. Arch. d'Anat. Micr. I.

02. — Organes agglutinants et organes cilio-phagocytaires. Arch. Zool. Expér. 3. Sér. T. X.

70. C. Gegenbaur, Grundriß der vergleichenden Anatomie.

01. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II. Leipzig.

95. E. S. Goodrich, On the coelom, genital ducts and nephridia. Quart. Journ. Micr. Sci. XXXVII.

99. — On the communication between the coelom and vascular system in the leech. Quart. Journ. Micr. Sci. XLII.

93. A. Graf, Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane von Nephelis vulgaris. Jen. Zeitschr. Naturwiss. XXVIII.
94. — Funnels and terminal vesicles of Hirudinea. Trans. New-York Acad. Sci. XIII.
94. — The sphincter of the terminal vesicles of Hirudo medicinalis. Journ. Morphol. IX.
95. — Über den Ursprung des Pigmentes und der Zeichnung bei den Hirudineen. Zool. Anz. XVIII.
96. — The structure of the nephridia in Clepsine. Trans. New-York Acad. Sci. XV.
99. — Hirudineen-Studien. Nova Acta Acad. Caes.-Leop. Carol. Germ. Nat. Curios. LXXII.
50. P. Gratiolet, Mémoire sur le système vasculaire de la Sangsue médicinale et de l'Aulastoma vorace. Annal. Sc. Nat. Zool. IV. Sér. XVII.
62. — Recherches sur l'organisation du système vasculaire de la Sangsue médicinale et de l'Aulastoma vorace. Annal. Sc. Nat. Zool. IV. Sér. XVII.
80. C. K. Hoffmann, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Hirudineen. Haarlem.
85. M. Jaquet, Recherches sur le système vasculaire des Annélides. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. VI.
96. L. Johansson, Über den Blutumlauf bei Piscicola und Calobdella. Festskrift Lilljeborg. Upsala.
89. A. Kowalewsky, Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. Biol. Ctrlbl. IX.
96. — Études biologiques sur quelques Hirudinées. C. R. Ac. Sc. Paris. CXXII.
96. — Étude sur l'anatomie de l'Acanthobdella peledina. Bull. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. V.
96. — Étude sur l'anatomie de l'Archaeobdella Esmontii. Bull. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. V.
96a. — Étude sur l'anatomie de l'Acanthobdella et de l'Archaeobdella. Bull. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. V.
97. — Études biologiques sur les Clepsines. Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. (VIII) V.
99. — Quelques mots sur l'Haementeria (Clepsine) costata de Müller. C. R. Acad. Sc. Paris. CXXVIII.
99a. — Imprégnation hypodermique chez l'Haementeria. C. R. Acad. Sc. Paris. CXXIX.
00. — Phénomènes de la fécondation chez l'Helobdella algira Moq.-Tand. Mém. Soc. Zool. France. XIII.
00. — Étude biologique de l'Haementeria costata. Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. (VIII) XI.
00. — Phénomènes de la fécondation chez l'Haementeria. Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. (VIII) XI.
85. W. Kükenthal, Über die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. XVIII.
64. C. Kupffer, Blutbereitende Organe bei den Rüsselegeln. Diese Zeitschr. XIV.
81. A. Lang, Der Bau von Gunda segmentata. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. III.

80. E. Ray Lankester, On the connective and vasificative tissue of the medicinal leech. Quart. Journ. Micr. Sci. XX.

80. — On intra-epithelial capillaries in the integument of the medicinal leech. Quart. Journ. Micr. Sci. XX.

35. J. Leo, Über einige ausgezeichnete anatomische und physiologische Verhältnisse der Piscicola geometra. Arch. Anat. u. Physiol. Berlin.

93. R. Leuckart, Über die Infundibularorgane der Hirudineen. Ber. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig.

63. — Die menschlichen Parasiten. Leipzig.

86—01. — Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl Leipzig. I. Bd. 2. Abt.

49. Fr. Leydig, Zum Circulations- und Respirationssystem von Nephelis und Clepsine. Ber. Kgl. zool. Anst. Würzburg. Leipzig.

49a. — Zur Anatomie von Piscicola geometra. Diese Zeitschr. I.

51. — Anatomisches über Branchellion und Pontobdella. Diese Zeitschr. III.

64. — Vom Bau des tierischen Körpers. Hdb. der Vergleichenden Anatomie. Tübingen.

95. D. Mc Kim, Über den nephridialen Trichterapparat von Hirudo. Diese Zeitschr. LIX.

26. A. Moquin-Tandon, Monographie de la famille des Hirudinées. Paris.

46. — Monographie de la famille des Hirudinées. Nouv. édit. Paris.

94. A. Oka, Beiträge zur Anatomie der Clepsine. Diese Zeitschr. LVIII.

95. — On some new Japanese land-leeches (Orobdella). Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan. VIII.

02. — Über das Blutgefäßsystem der Hirudineen. Annot. Zool. Japonenses. IV.

47. A. de Quatrefage, Sur l’anatomie des Sangsues et des lombrics. Annal. Sc. Nat. III. Sér. VIII.

62. A. Rathke, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Herausgegeb. v. R. Leuckart. Leipzig.

83. R. Saint-Loup, Recherches sur l’organisation des Hirudinées. Annal. Sc. Nat. Zool. (VI) XVIII.

96. G. Schneider, Über phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. Diese Zeitschr. LXI.

99. — Über Phagocytose und Excretion bei Anneliden. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. XIII.

02. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.

99. A. Schuberg, Beiträge zur Histologie der männlichen Geschlechtsorgane von Hirudo und Aulastomum. Diese Zeitschr. LXVII.

83. Osk. Schultze, Beiträge zur Anatomie der Excretionsorgane der Hirudineen. Arch. mikr. Anat. XXII.

98. Sedgwick, Textbook of Zoology.

07. W. Selensky, Zur Kenntnis des Gefäßsystems der Piscicola. Zool. Anz. XXXI.

07a. — Über den Bau und die Entwicklung der sogenannten Urnen der Sipunculiden. Zool. Anz. XXXII.

08. — Untersuchungen über die sogenannten Urnen der Sipunculiden. Diese Zeitschr. XC.

88. E. A. Shipley, On the existence of communications-between the body-cavity and the vascular system. Proc. Cambridge Phil. Soc. IV.
48. C. Th. E. von Siebold, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Leipzig.
98. L. Vaillant, Contribution à l'étude anatomique du genre Pontobdella. Annal. Sc. Nat. V. Sér. XIII.
00. F. Vejdovský, Noch ein Wort über die Entwicklung der Nephridien. Diese Zeitschr. LXVII.
78. C. O. Whitman, The embryology of Clepsine. Quart. Journ. Micr. Sci. XVIII.
87. — A contribution to the histology of the germ-layers in Clepsine. Journ. of Morphol. I.
99. V. Willem et Achille Minne, Recherches sur l'excrétion chez quelques annélides. Acad. Roy. Sc. Belg. LVIII.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit dem Zeichenapparat in Objekttischhöhe entworfen.

Abkürzungen:

A, Ampulle;
Bgw, Bindegewebe;
Bgw.K, Bindegewebskern;
Botr. Gf, Botryoidgefäß;
Botr. Z, Botryoidzelle;
D, Darm;
D. G, Dorsalgefäß;
Ep, Epithel;
Excr, Excretophoren;
Gz und Gz_1, Gitterkugelzellen (die Epithelschicht, welche die Gitterkugel von Hirudiniden auskleidet);
H, Hoden;
K, Kern;
ka, ka_1 und ka_2, Capillaren;
Kb, Körbchenwand;
Kn, Kanal;
Kp, Kapsel;
Kp.Z, Zellen des Kapselinhaltes;
K.W, Kapselwand;
K.Z, Kronzellen;
L. S, Lateralsinus;
Msk, Muskeln;
MW, Mündungswulst des Trichters in die Kapsel;
N, Kerne;
Nph, Nephridium;
Nph', Hodenlappen des Nephridiums;
N. S, Nervensystem;
P.Ep, Peritonealepithel;
R, Ring des Wimperorgans von Herpobdelliden;
r, Rinne auf den Kronzellen;
R.Z, radiärgestreifte Zone der Stielzelle und der Kronzellen;
t, Tröpfchen in der Ampulle von *Herpobdella*;
Tr, Träger;
V. G, Ventralgefäß;
V. S, Ventralsinus;
W.O, Wimperorgan;
Z.H, centraler Hohlraum;
Z.M, Centralmasse.

Tafel I.

Figur 1—10 von *Glossiphonia complanata*.

Fig. 1. Teil eines Querschnittes durch *Gl. complanata*. Die beiden Wimperorgane sind getroffen, auf der rechten Seite auch der Trichter in seiner ganzen

Länge. Die übrigen Verhältnisse ergeben sich aus der Buchstabenbezeichnung. Kons. Sublimat-Essigsäure. Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig, BLOCHMANNsche Lösung. 5 μ. Vergr. 75.

Fig. 2. Schnitt durch die Einmündungsstelle des Trichters in die Kapsel. Die Stielzelle ist nicht genau axial getroffen. Ihr Kern und der Mündungswulst mit seinen Kernen sind zu sehen. Rechts der Inhalt der Kapsel, links der Ventralsinus mit Blutkörperchen. In der Mitte gehen vom Mündungswulst Bindegewebszüge nach oben. Kons. Sublimat-Essigsäure, Boraxkarmin, wässeriges Hämatoxylin, Kaliummonochromat. 15 μ. Vergr. 610.

Fig. 3. Schnitt durch den Trichter zeigt die genau axial getroffene Stielzelle mit ihrer Einmündung in die Kapsel. Die Kronzellen sind nicht zu sehen, da der Schnitt gerade zwischen ihnen durchgeht. Der Mündungswulst zeigt die Kerne in zwei Reihen angeordnet, eine der Stielzelle, eine dem Kapselinnern zugekehrt. In der Kapsel mehr oder weniger vacuolisierte Zellen, die z. T. mehrkernig sind. Behandlg. s. Fig. 1. 5 μ. Vergr. 580.

Fig. 4. Der Mündungswulst ist senkrecht zur Achse der Stielzelle getroffen, dicht hinter deren Kern. In der Mitte erblickt man den intracellulären Kanal mit den Cilien. Nach außen folgt zunächst das dunkler gefärbte Protoplasma der Stielzelle, dann die Kerne des Mündungswulstes annähernd in zwei konzentrischen Kreisen angeordnet. Behandlung s. Fig. 1. 5 μ. Vergr. 610.

Fig. 5. Schnitt durch die scheibenartige Ausbreitung der Stielzelle an der Mündung in die Kapsel senkrecht zum Stielkanal. Außer dem gleichmäßig dunklen Protoplasma der Stielzelle sind oben links, unten links und unten rechts auch Teile des Mündungswulstes zu sehen, der obere mit einem Kern. Der Schnitt stammt von demselben Objekt wie Fig. 4, nur 20 μ weiter. Behandlung s. Fig. 1. 5 μ. Vergr. 610.

Fig. 6. Schnitt senkrecht zum Stielkanal, gerade an der Stelle, wo die Kronzellen beginnen auseinander zu weichen. Im Kanal Gerinnsel und ein Blutkörperchen im Zerfall. Die größere Bindegewebsmasse unten stammt daher, daß hier ein Bindegewebszug ansetzt, der von der Körperwand her zum Stiel zieht. Kons. Chrom-Osmium-Essigsäure. Behandlung s. Fig. 2. 5 μ. Vergr. 825.

Fig. 7. Schnitt durch die Kronzellen annähernd senkrecht zum Stielkanal. Die Wimperrinnen sind einander zugekehrt. An den entgegengesetzten Enden liegt in jeder Zelle ein großer Kern. Nach außen folgt die radiär gestreifte Zone, darüber als schmaler dunkler Strich das Bindegewebe. [In der oberen Zelle.] An der linken Seite der oberen Kronzelle ist ein Bindegewebskern, an der rechten Seite der unteren Kronzelle eine Epithelzelle mit ihrem Kern getroffen. Behandlung s. Fig. 1. 5 μ. Vergr. 825.

Fig. 8. Die Stielzelle ist nicht genau axial getroffen. Daher verstreicht ihr Kanal nach oben, ohne den links gelegenen Mündungswulst zu durchbohren. Der Mündungswulst setzt sich nach oben in das die Kapsel auskleidende Epithel fort. Dem Bindegewebe, das auch auf die Stielzelle übergeht, ist rechts das Peritonealepithel aufgelagert. Kons. Chrom-Osmium-Essigsäure. Boraxkarmin, Bleu de Lyon, Bismarckbraun. 5 μ. Vergr. 400.

Fig. 9. Zellen des Kapselinhaltes mit Vacuolen und dunkel gefärbten Fetttröpfchen. Behandlung s. Fig. 1. 5 μ. Vergr. 825.

Fig. 10. Erste, zweite und Teile der dritten Nephridialzelle. Die intracellulären Kanälchen stehen durch eine Brücke zwischen der ersten und zweiten

Zelle in Verbindung. Der Kern der zweiten zeigt pseudopodienähnliche Fortsätze. Behandlung s. Fig. 1. 5 μ. Vergr. 440.

Tafel II.

Figur 11—15 nach *Herpobdella* spec. (*atomaria*?).

Fig. 11. Zwei Segmente aus einem Totalpräparat. Das Tier wurde durch Einstich in den Lateralsinus mit Berlinerblau injiziert und ungefärbt in Kanadabalsam aufgestellt. Die linke Hälfte zeigt die Verhältnisse der Dorsal-, die rechte die der Ventralseite. Der Capillarplexus der Haut ist der Übersichtlichkeit wegen weggelassen. In jedem Segment liegen zwei Paar Ampullen, deren vordere die Wimperorgane beherbergen. Die Bedeutung der Buchstaben a—f_1 ergibt sich aus dem Text S. 30 u. 31. Vergr. 18.

Fig. 12. In den Querschnitt eines injizierten Tieres sind die Gefäßverhältnisse aus mehreren aufeinander folgenden Schnitten eingetragen, so daß sämtliche Gefäße zu sehen sind, die zu der Ampulle in Beziehung stehen. In der Ampulle das Wimperorgan. Bedeutung der Buchstaben a—f_1 im Text S. 30 und 31. Injiziert Berlinerblau. Kons. Sublimat-Essigsäure. Boraxkarmin. Umriß nach Schnitten von 30 μ. Vergr. 43.

Fig. 13. Achsenschnitt durch ein Wimperorgan. Oben und rechts ist die Ampullenwand mit ihrem Belag an Botryoidzellen zu sehen. Links ist ein Träger und der Ring, rechts der Ring allein getroffen. In den Zellen des Körbchens und in denen der Centralmasse vereinzelte Mitosen. Auf der linken Kronzelle ist das Bindegewebe als schmaler blauer Saum zu sehen, dem eine Epithelzelle aufgelagert ist. In der Ampulle Blutkörperchen. An ihrer Wand außer den Botryoidzellen einzelne Epithelzellen. Das Tier wurde mit Chloralhydrat betäubt und dann behandelt wie Fig. 1. 5 μ. Vergr. 10.

Fig. 14. Schnitt durch ein Wimperorgan, senkrecht zu seiner Achse in der Höhe der Kronzellen. Oben links sind die Kronzellen gerade noch getroffen, unten rechts schon die Körbchenwand. Verhältnisse des Bindegewebes, des Epithels und der Centralmasse wie in Fig. 13. Kons. Osmiumsäure 17 h. Hämatoxylin, Kaliummonochromat. 3 μ. Vergr. 440.

Fig. 15. Schnitt durch eine Ampulle. Vom Wimperorgan sind zwei Träger, zwei Kronzellen und ein Teil der Zellwand tangential getroffen. An den Kronzellen ist eine radiär gestreifte Zone zu erkennen und auf der rechten ein Epithelkern. Vor einigen Botryoidzellen, die ohne scharfe Kontur an die Ampulle grenzen, sind dunkel gefärbte Tropfen zu sehen. Kons. Osmiumsäure. Wässerig Hämatoxylin, Kaliummonochromat. 5 μ. Vergr. 610.

Tafel III.

Figur 16—19 nach *Hirudo medicinalis*.

Fig. 16. Segmentalorgan und Hoden. Vor dem Ventralsinus (rechts) geht ein Sinus (a) zum Hoden, erweitert sich zu Ampullen, von denen aus ein Capillarenplexus den Hoden umspinnt. Aus diesem und den Capillaren, die das Segmentalorgan, das Vas deferens und das Vas efferens überziehen, entwickeln sich links stärkere Sinusse (b), die zum Lateralsinus führen. Injiziert mit Berlinerblau. Kons. Alcohol absol. Bergamotteöl. Vergr. ungefähr 30.

Fig. 17. Stücke der Hodenwand mit den Ampullen in toto aufgestellt. Von unten kommt der Hodenlappen des Nephridiums (Nph') und ein Blutsinus (x), der

zur linken Ampulle führt. Von den Ampullen gehen Capillaren ohne (*ka*, ka_1, ka_2) und solche mit Botryoidbelag (*Botr. Gf*) aus. In den Ampullen sind Wimperorgane vermittels der Träger aufgehängt. Da die Organe im optischen Durchschnitt dargestellt sind, ist in der Mitte eines jeden die Centralmasse zu erkennen. Außerdem ist das Vas efferens, einzelne Muskeln und Excretophoren zu sehen, welche kleineren Botryoidgefäßen angelagert sind. Kons. Sublimat-Essigsäure. Hämatoxylin. Vergr. 75.

Fig. 18. Schnitt durch eine Ampulle mit dem Wimperorgan. Links geht ein Botryoidgefäß ab, rechts eine Capillare, welche deutlich das charakteristische Endothel zeigt. Die Bindegewebsfibrillen laufen in der Nähe der Ampullenwand, parallel zu ihr. An der Wand und auf den Trägern vereinzelte Epithelzellen. Die Zellen der Gitterkugel (*Gz*) sind bei Gz_1 tangential getroffen. Zwischen den Kronzellen und in der Centralhöhle sind freie Zellen der Centralmasse zu sehen, die sich von den Blutkörperchen nicht unterscheiden lassen. Kons. Sublimat-Essigsäure. Boraxkarmin, BLOCHMANNsche Lösung. 5 μ. Vergr. 440.

Fig. 19. Schnitt durch die Ampulle mit Wimperorgan zeigt dieselben allgemeinen Verhältnisse wie Fig. 18. Außerdem links ein Träger, der mit zwei Wurzeln von der Wand entspringt. An der Ansatzstelle an der Wand strahlen Bindegewebsfibrillen nach allen Seiten auseinander. Sehr klar ist hier zu sehen, wie sich auch ein sehr feiner Bindegewebsüberzug auf die Außenseite der Kronzellen fortsetzt. Kons. Sublimatessigsäure. Dahlia. 5 μ. Vergr. 440.

Einige Bemerkungen über das Excretionssystem der Süßwassertricladen

Von

Al. Mrázek in Prag.

Mit 5 Figuren im Text.

Meine kurze Mitteilung beabsichtigt keineswegs etwa eine erschöpfende Darstellung des Excretionsapparates der Planarien. Dieselbe soll vielmehr nur auf Grund einiger unlängst gelegentlich gemachter Beobachtungen zeigen, daß gerade die neuesten Angaben über das Excretionssystem der Süßwassertricladen nicht vollkommen dem tatsächlichen Verhalten entsprechen und einer Korrektur bedürfen. Im Anschlusse daran folgen einige, wie mir scheint nicht so ganz überflüssige kritisch-methodologische Bemerkungen.

Der von mir beanstandete Punkt betrifft das Vorkommen des Excretionsapparates, oder besser ausgedrückt, der größeren Gefäße desselben im Pharynx. Neuere Autoren bestreiten die Richtigkeit der Angaben CHICHKOFFS (92), wonach auch dem Tricladenpharynx ein reich entwickeltes Gefäßnetz zukommen soll. Am entschiedensten hat sich in dieser Beziehung WILHELMI (04, S. 269, 06, S. 552, 553) ausgesprochen. Etwas reservierter drückt sich MICOLETZKY aus (07, S. 405: »Im Gegensatz zu CHICHKOFF [92], der seine Untersuchungen fast ausschließlich am lebenden Material anstellte, muß ich mit WILHELMI [06] bemerken, daß ich weder an Schnitten noch am lebenden Tier im Pharynx Excretionskanäle gefunden habe. Wenn ich auch das vollständige Fehlen derselben nicht ganz in Abrede stellen will, so erscheint es mir fast undenkbar, daß ich ein solch reichentwickeltes Netzwerk, wie es CHICHKOFF abbildet und zeichnet, übersehen hätte.«

Unlängst bot sich mir zufällig die Gelegenheit, die bei uns nur recht sporadisch auftretende *Planaria vitta* Dug. untersuchen zu können. Diese pigmentlose, relativ sehr durchsichtige Triclade eignet sich vorzüglich zu einer Untersuchung des Excretionsapparates in vivo, und ich konnte mich sogleich von dem Vorhandensein mächtiger Gefäße im Pharynx überzeugen. Längeres Beobachten eines und desselben Tieres und ein Vergleich zahlreicher Individuen führten zum Schluß, daß vier starke Längsgefäße, welche, was ihre Dicke anbelangt, den Hauptstämmen des Körpers kaum nachstehen, in den Pharynx hineintreten und jederseits seitlich dorsal und ventral beinahe bis zum freien Ende des Pharynx hinziehen, nur wenig sich verjüngend. Die einzelnen Biegungen derselben erschienen hier und da eckig, aber es ist möglich, daß diese Stellen weiter nichts andres sind als Wurzeln der Nebenäste, deren weiterer Verlauf einfach infolge collabierter Wände sich nicht verfolgen ließ. Sicher ist aber, daß die Excretionsgefäße sich im Pharynx reichlich verästeln. Die sekundären Äste verlaufen zum Teil wieder parallel mit der Längsachse des Pharynx, und die Abzweigung derselben beginnt meistens sehr früh, bald nachdem sich die Pharyngealgefäße von den dorsalen Längsstämmen des Körpers abgesondert haben (Fig. 1), und es erscheint deshalb die Zahl der Excretionsgefäße oft vermehrt. Insbesondere tritt meistens ein medianes Längsgefäß hervor, und die Fig. 2 veranschaulicht dasjenige Bild,

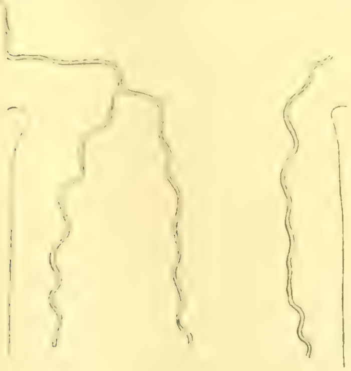


Fig. 1.

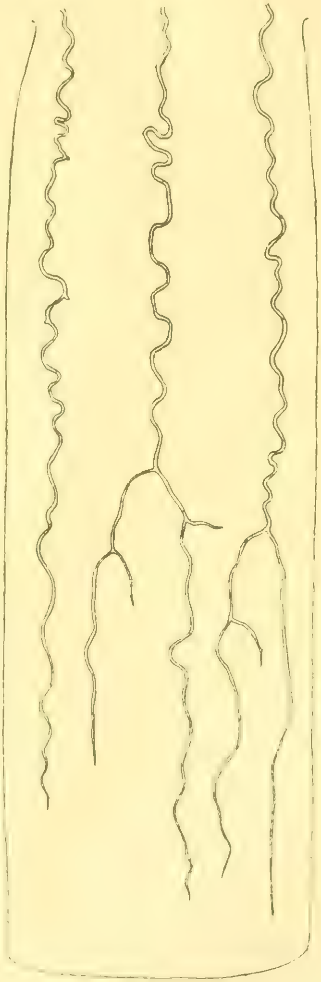


Fig. 2.

welches ich am meisten zu sehen bekam. Einige Male schienen jedoch die Verhältnisse noch viel komplizierter zu sein, wie es z. B. auf der Fig. 3 dargestellt ist, doch ich kann bei diesem Fall nicht mit vollkommener Sicherheit behaupten, daß die abgebildeten Gefäße wirklich alle einer und derselben (dorsalen) Seite des Pharynx angehören, wie es sonst in den übrigen Figuren der Fall ist. Es ist hier nicht ausgeschlossen, daß zum Teil auch die tiefer liegenden ventralen Gefäße sichtbar und mitgezeichnet wurden. Das mediane Längsgefäß neigt am meisten zur Bildung von Nebenästen, und zwar wieder vorwiegend

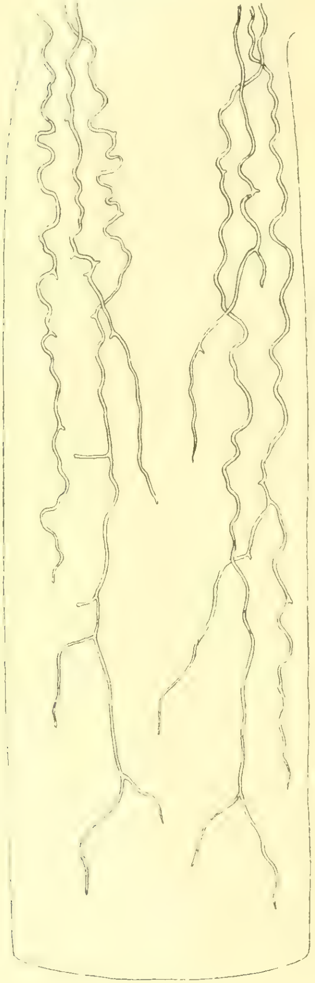


Fig. 3.

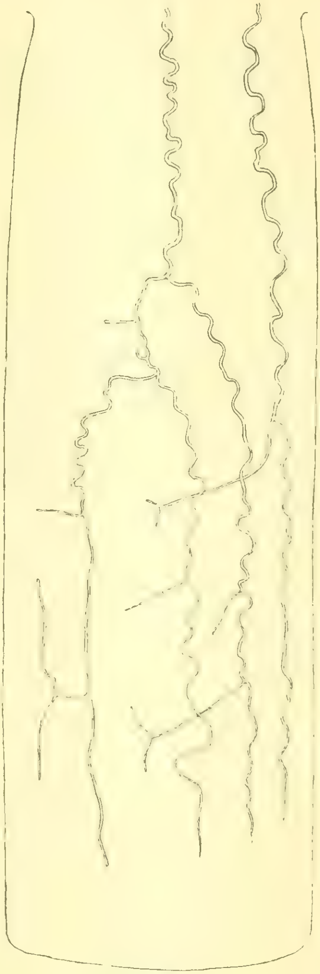


Fig. 4.

in der Längsrichtung (Fig. 4). In der distalen Hälfte des Pharynx erscheint das Excretionssystem deshalb oft aufgelöst in eine größere Anzahl von Längskanälen, unter denen die vier primären Hauptkanäle kaum noch zu unterscheiden sind. Außer dieser Verästelungsweise kommen noch transversal oder schräg gestellte Nebenäste an allen Längsgefäßen vor. Dieselben können auch wieder verzweigt und von sehr verschiedener Länge sein, aber es konnte auch festgestellt werden, daß dieselben zu einem großen Teil mit den Endapparaten des Excretionssystems, den Wimperflammen, in Verbindung stehen (Fig. 5).

Dies sind, kurz dargestellt, meine Befunde an dem pharyngealen Teil des Excretionsapparates von *Planaria vitta.* CHICHKOFFS Befunde gehen freilich noch darüber hinaus. Nach diesem Autor münden die Gefäße im Pharynx aus und anastomosieren untereinander. Ich habe bei *Planaria vitta* bisher vergeblich nach wirklichen Anastomosen zwischen den einzelnen Längsgefäßen im Pharynx gefahndet. Da aber zwischen den Längsgefäßen im Körper wirkliche Anastomosen nachgewiesen wurden (solche kommen auch bei *Planaria vitta* vor), so erscheint mir das Vorkommen derselben auch im Pharynx ganz möglich. Ob aber eine so ausgedehnte Anastomosierung, wie sie CHICHKOFF für *Dendrocoelum* erwähnt, besteht oder nicht, muß erst eine spätere genaue Verfolgung des Verlaufes der Excretionskanäle entscheiden. Ich kann hier nur vermutungsweise andeuten, daß Bilder wie dasjenige der Fig. 4 sehr leicht an einem minder günstigen, minder durchsichtigen Material zu einer Annahme wirklicher Anastomosierung führen könnten.

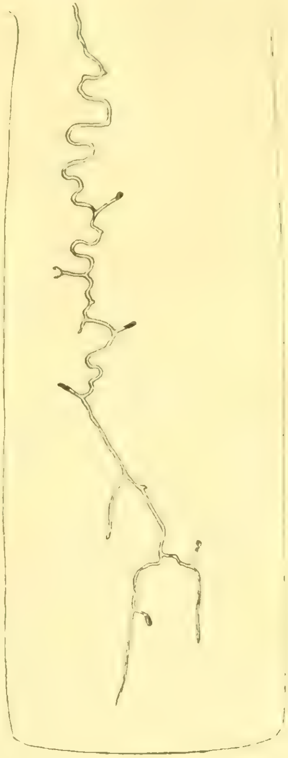


Fig. 5.

Doch die Frage nach der eventuellen Anastomosierung der Pharyngealgefäße ist eine Detailfrage für sich, und wichtiger als diese erscheint mir die Bestätigung des Vorkommens von größeren Gefäßen im Pharynx überhaupt.

Es kann nach meinen Untersuchungen als eine über jeden Zweifel erhabene Tatsache gelten, daß bei *Planaria vitta* auch der Pharynx ein eignes hochentwickeltes Excretionssystem besitzt. Darf man dies aber so ohne weiteres auch auf die übrigen Planarien ausdehnen? Wir könnten leicht versucht sein, diese Frage zu bejahen. Anstoß dazu gäben nicht nur die schon erwähnten positiven Angaben CHICHKOFFS, sondern auch noch Untersuchungen von SEKERA an *Planaria albissima* (89), welche das Vorkommen von Excretionsgefäßen im Pharynx bei dieser Form konstatieren. Es erscheint also als sichergestellt, daß wenigstens bei einigen Planarien ähnliche Verhältnisse wie bei *Planaria vitta* sich finden. Da ich aber in den neueren Arbeiten (von WILHELMI, MICOLETZKY) schwere methodologische Fehler rügen muß, so erschien es mir wünschenswert, auch andre Planarienformen, soweit sie mir zugänglich waren, auf die Verhältnisse des pharyngealen Excretionsapparates hin zu prüfen. Ich konnte *Planaria torva. Pl. polychroa, Pl. gonocephala, Dendrocoelum lacteum, Polycelis nigra* untersuchen. Diese Untersuchungen ergaben ein Resultat, welches mich keineswegs überraschte, ja welches ich erwartete: bei allen den untersuchten Formen konnte mit Leichtigkeit das Vorhandensein eines reich verästelten Excretionssystems im Pharynx nachgewiesen werden. Besonders mächtig erscheinen die Gefäße bei *Planaria torva*[1]. Sehr lehrreich sind auch die Verhältnisse an der doch so gewöhnlichen *Planaria gonocephala*, die auch den neueren Untersuchern vorgelegen hat. Ein jeder, welcher wirklich zu beobachten versteht, muß sich hier am ersten besten Exemplar von der Existenz von Excretionsgefäßen im Pharynx überzeugen. An kleineren Exemplaren konnte ich die vier Längsgefäße bis zum distalen Pharynxende verfolgen. Bei den größten Exemplaren fand ich scheinbar mehr oberflächlich gelagert eine ganze Anzahl (zehn bis zwölf auf jeder Seite) in regelmäßigen Abständen voneinander verlaufender Längsgefäße. Etwas ähnliches sah ich auch bei *Dendrocoelum*. Der pharyngeale Excretionsapparat ist offenbar besonders bei den großen Planarienformen sehr kompliziert, und eine genaue Darstellung der topographischen Verhältnisse desselben bis in die feinsten Details, so nötig dieselbe auch als Korrektur zu den Arbeiten WILHELMIS, MICOLETZKYS usw. erscheint, wird sicher mühsam und zeitraubend sein. Es fehlt mir die nötige Zeit und Muße, diese Arbeit selber durchzuführen, und ich überlasse sie den eigentlichen Planarienspezialisten. Hier begnüge ich mich damit, daß ich auf den von denselben begangenen Fehler hingewiesen habe.

---

[1] Bei dieser Form ist mir auch das Vorkommen von Pigmentzellen im Pharynx aufgefallen.

Nur etwas will ich hier noch hinzufügen; eine kritische Erörterung der Ursachen, welche zu dem argen Fehler bzw. Übersehen geführt haben. Diese wendet sich nicht so sehr persönlich gegen die neueren Untersucher der Süßwasserplanarien, als vielmehr gegen die Richtung bzw. Arbeitsweise und Anschauungen, wie sie leider bei den jüngeren Fachgenossen nur allzu häufig sind.

In der Geschichte der Untersuchung des Excretionsapparates der Planarien können wir zwei Perioden deutlich unterscheiden. Die erste Periode, welche durch Arbeiten von IJIMA, VEJDOVSKÝ usw. gekennzeichnet ist und mit der bekannten Arbeit CHICHKOFFS abschließt, ist gestützt auf Untersuchung lebenden Materials. Die zweite, jetzige Periode ist charakterisiert durch Anwendung der Schnittserienmethode. Der ganze Vorgang war an sich selbst ganz natürlich. Es mußte ja dazu kommen, daß es versucht wurde, mittels der Schnittmethode die Lücken der bisherigen Untersuchung auszufüllen. Die Schnittmethode ergab wertvolle Resultate bezüglich der genauen topographischen Lagerung der größeren Gefäße, der äußeren Ausführungen usw., belehrte also über Punkte, bezüglich welcher die Beobachtung in vivo uns entweder fast ganz im Stiche ließ oder äußerst mühselig war. Soweit wäre die Sache ganz richtig. Es trat aber eine durchaus unbegründete Überschätzung der Schnittmethode ein, verbunden mit einer Mißachtung der Beobachtung in vivo.

Die Untersuchung am lebenden Material kann »keine sicheren Resultate liefern« (WILHELMI, 04, S. 268). »Als Beweis für das Vorhandensein von Excretionsgefäßen im Pharynx kann jedenfalls nur der Nachweis derselben auf Schnittpräparaten betrachtet werden« (WILHELMI, 06, S. 553). Diese Äußerungen illustrieren sehr deutlich die Ansichten neuerer Autoren.

Und doch steht fest, daß als Beweis jede positive Angabe eines Forschers gelten muß, sofern man keinen Grund besitzt an der Zuverlässigkeit desselben als Forscher zu zweifeln und sich durch eigne Untersuchungen nicht vom Gegenteil überzeugt hat. Die Sicherheit einer jeden Methode hängt in erster Reihe von der Persönlichkeit des derselben sich bedienenden Untersuchers, dessen Erfahrung und Gründlichkeit ab. Die Methode der Serienschnitte hat natürlich den Vorteil, daß man eventuell leicht den Skeptiker durch Demonstrieren der Präparate bekehren kann, daß also eine Kontrolle leichter ist. Aber sonst ist die Schnittmethode ebenso sicher bzw. unsicher wie die Beobachtung in vivo: vor Beobachtungsfehlern schützt überhaupt keine Methode! Daß dem wirklich so ist, beweisen ja zur Genüge gerade auch die Divergenzen in den Arbeiten von WILHELMI einerseits und MICOLETZKY und UDE (08) anderseits. Etwas übersehen oder einen Organteil mit einem andern Gebilde verwechseln, kann man bei Anwendung einer beliebigen Methode. Man muß aber immer solche Methoden benützen, die im gegebenen Fall am sichersten zum Ziele führen, und man muß auch eine jede Methode wirklich ausnützen, d. h. alles zu sehen versuchen, was die Methode wirklich zeigt. In dieser Beziehung kann behauptet werden, daß für gewisse Erscheinungen der Organisation des Excretionsapparates der Plathelminthen die Beobachtung in vivo absolut unerläßlich ist, und daß die vorzüglichen musterhaften Arbeiten von PINTNER und LOOSS z. B. ein schönes Beispiel geben, wie weit man auf diese Weise vordringen kann.

Eine positive Angabe auf Grund negativer Befunde bestreiten zu wollen ist immer eine schwere Sache, wenn aber die Negation sich auf eine andre grundverschiedene Arbeitsmethode beruft, so kann dies recht bedenklich sein. Fand man nicht auf Schnittpräparaten das, was ein Vorgänger am lebenden Material beobachtet zu haben angibt, so ist man immer noch nicht berechtigt, so ohne weiteres die Richtigkeit der Beobachtung zu bezweifeln. Tut man dies aber, so muß man offenbar von der Allmächtigkeit seiner eignen Untersuchungsmethoden und Unfehlbarkeit seiner Beobachtung überzeugt sein. Und in der Tat begegnen wir einer solchen Ansicht in unserm Fall. So sagt WILHELMI (06, S. 553) wörtlich: »Eine solche Menge und derartige Verästelung von Gefäßen, sowie derartige zahlreiche Wimperflammen müßten aber auf Schnittpräparaten nachweisbar sein.... Ich kann aber nicht einsehen, warum bei Objekten, die in allen Teilen die Excretionsorgane deutlich zeigen, gerade die Wassergefäße des Pharynx nicht zu erkennen sein sollten, wenn sie wirklich existitierten.« Eine gleichsinnige Äußerung MICOLETZKYS wurde schon früher in der Einleitung angeführt.

Es war jedoch Pflicht der neueren Untersucher, zunächst am lebenden Material eine Kontrolle der Angaben CHICHKOFFS durchzuführen. Und da kann ihnen der Vorwurf nicht erspart bleiben, daß sie diese ihre Aufgabe nur recht mangelhaft ausgeführt haben. Hätten sie dies mit der nötigen Sorgfalt getan, so wären sie zu ganz andern Resultaten gekommen. Daß es keineswegs schwer ist, sich gerade an den gewöhnlichsten Formen unsrer Planarien (*Dendrocoelum*, *Polycelis*, *Planaria gonocephala*) von dem Vorhandensein wirklicher Excretionsgefäße im Pharynx zu überzeugen, habe ich bereits im vorhergehenden erwähnt. Man muß sich eigentlich wundern, wie es geschehen konnte, daß die neueren Autoren den pharyngealen Teil des Excretionsapparates übersahen, man muß sich fragen, wie sie es wohl zustande brachten, hier die Excretionsgefäße nicht zu sehen! Eine Erklärung dafür liegt vielleicht in der unbestreitbaren Tatsache, daß zur Verfolgung des Excretionssystems in vivo, wie überhaupt zur Beobachtung in vivo eine gewisse Erfahrung, Übung und vor allem Geduld gehören. Die Transparenz oder auch »die komplizierte histologische Struktur«, wie Wilhelmi (06, S. 553) meint, beeinträchtigen keineswegs die Sichtbarkeit der Excretionsgefäße. Bei allen unsern Planarien, auch in den größten, relativ sehr undurchsichtigen Pharyngen von *Planaria gonocephala*, sieht man unter gewissen Umständen die Excretionsgefäße und Wimperflammen überaus deutlich. Oft sieht man aber nur einzelne Bezirke, während die übrigen Teile vollkommen unsichtbar bleiben. Oft verschwinden die Gefäße, die eine Zeitlang so scharf hervortraten, wie mit einem Schlag, ohne daß man selbst bei Anwendung der stärksten Systeme auch nur eine Spur davon entdecken kann, und gerade so auch umgekehrt, nachdem man eine halbe Stunde lang sich vergeblich bemüht hat, etwas zu sehen, erscheinen die Excretionsgefäße auf einmal so scharf konturiert, daß sie bei den schwächsten Vergrößerungen sichtbar sind. Das alles sind Erscheinungen, die dem Geübten wohl ganz geläufig sind, mit welchen aber die Untersuchung rechnen muß.

Es scheint mir jedoch, daß ich eine Methode ausfindig gemacht habe, welche die Schwierigkeiten der Untersuchung des Excretionsapparates der Planarien etwas vermindert. Wie gesagt, sind an allen Planarien die Gefäße im Pharynx bei anhaltender Beobachtung gut sichtbar. Die Sichtbarkeit derselben kann aber, soweit meine bisherigen persönlichen Erfahrungen reichen, wesentlich gesteigert werden, wenn man den isolierten Pharynx statt im Wasser in Kochsalzlösung untersucht. In vielen Fällen waren die damit erzielten Erfolge ganz überraschend, und ich empfehle diese Methode den Fachgenossen zur Nachprüfung und eventuellen Anwendung.

Die unrichtigen Angaben neuerer Untersucher des Excretionssystems der Planarien wurden also zunächst durch Vernachlässigung der Beobachtung des lebenden Materials verursacht. Ich möchte jedoch daraus nicht den Schluß ziehen, daß die Schnittmethode in dieser Beziehung zu nichts taugt. Im Gegenteil, ich bin vollkommen derselben Meinung wie Wilhelmi, dessen Worte ich oben schon zitiert habe. Ja, die zahlreichen Wimperflammen und Gefäße müssen auch auf

Schnittpräparaten sichtbar sein! Was die Wimperflammen betrifft, so kann man sich an jedem gut fixierten und insbesondere in geeigneter Weise gefärbtem Pharynx leicht von dem Vorhandensein derselben überzeugen. Viel schwieriger ist, ich gestehe es offen, das Auffinden von größeren Gefäßen an Schnitten. Aber bei gründlicher Untersuchung und entsprechender Fixation werden sicherlich auch diese zu finden sein.

Prag, Dezember 1908.

Literaturverzeichnis.

92. G. Chichkoff, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce. Arch. Biol. T. XII.
84. J. Ijima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen. Diese Zeitschr. Bd. XL.
06. H. Micoletzky, Beiträge zur Morphologie des Nervensystems und Excretionsapparates der Süßwassertricladen. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXX.
07. — Zur Kenntnis des Nerven- und Excretionssystems einiger Süßwassertricladen. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVII.
89. Em. Sekera, Pŕispèvky ku známostem o Planariích sladkovodnich. Sitz.-Ber. böhm. Ges. Wiss. 1882. Nr. 36.
08. J. Ude, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Süßwassertricladen. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX.
82. Fr. Vejdovský, Exkreční apparát Planarií. Sitz.-Ber. böhm. Ges. Wiss. 1882.
04. J. Wilhelmi, Über die Excretionsorgane der Süßwassertricladen. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXVII.
06. — Untersuchungen über die Excretionsorgane der Süßwassertricladen. Diese Zeitschr. Bd. LXXX.

The Eyes of Dactylopius.

By

Frederick H. Krecker.

(From the Biological Laboratories of Princeton University.)

With Plate IV.

In the family Coccidae the adult male, as is well known, presents a very abnormal condition in regard to the number, position and structure of its eyes. On either side of the head there is an eye with a single cornea; since these are the only eyes possessed by the young nymphs they have been termed the primary eyes. In the adult, in addition to the primary eyes, there are two pairs of eyes, one pair on the dorsal aspect of the head, and the second pair on the ventral aspect; these have been termed the accessory eyes.

It is commonly stated that the ventral pair of accessory eyes occupy the position of the mouth parts, which are said to be wanting in the adult.

With the hope of throwing some light on this remarkable feature in the metamorphosis of these insects, a study of the structure of the ventral accessory eyes was undertaken. Since the common mealy-bug, *Dactylopius destructor*, was the most available species it was selected for the purposes of this study.

Dactylopius destructor is commonly found in nearly all greenhouses and, more often than not, is very abundant. But few plants are free from infestation. The males are not very numerous and in the adult stage are rather hard to find since they live but a short time after reaching maturity. They pass the nymphal period in small cottony cocoons which are attached to the under side of leaves.

Practically nothing has been written concerning the finer details of these eyes. What has been published is mainly the work of the Italian investigators, A. TARGIONI-TOZZETTI and ANTONIO BERELESE, who have described their grosser features with considerable accuracy.

Targioni-Tozzetti (68), says, the male has four simple eyes composed of a convex cornea and a transparent, spherical, crystalline body which is surrounded by a great mass of brown, violaceous, almost black, fairly definitely arranged pigment. He found no nervous connection between the eye and the cerebral ganglion. Instead of the condition just described he states that the last nymphal stage had two, large undivided pigmented masses which later separated and assumed an ovoid form. Because of this last statement and of the fact that he gives the number of eyes as four this description must apply only to the so-called accessory eyes.

In addition to the accessory eyes, Berelese (93), also describes the lateral eyes. For both he gives much the same description as does Targioni, although with more detail. Furthermore he found a nerve running from the eye to the supraoesophageal ganglion. In regard to the latter eyes he states that the pigment is in layers perpendicular to the plane of the cornea.

Before going further a word as to technique might not be out of place. It was most convenient to prepare the entire insect. Specimens were obtained representing the various developmental as well as the adult stages of the eyes. These were placed in small vials in which they were kept until embedded, thus saving considerable time and all unnecessary handling. In the choice of a fixative there was considered ability to penetrate the thin waxy secretion and to prevent shrinkage of the tissue, requirements that were best fulfilled by Gilson's sublimate solution heated, although hot absolute alcohol also proved good. With these fixatives Delafield's hematoxylin counterstained with eosin proved the most satisfactory. Bleu de Lyon with borax carmin did not yield the results obtained by Redikorzew. A short immersion in acid alcohol immediately after Bleu de Lyon intensified the stain. Sections on the slide were stained well by borax carmin in 4—5 hours. Flemming's solution could not be relied upon for thorough penetration of the tissue. With this fixation iron hematoxylin brought out details clearly, as usual. Cedar oil was used for clearing. The sections, for the most part, were cut 3 mica thick, a few 5. Depigmenting was done on the slide according to Mayer's Chlorine Method.

Because of the minuteness of the eyes maceration preparations were entirely out of the question. Consequently the only possible method of study was by means of sections taken through the head, a method which in certain respects is unsatisfactory. Some difficulty was experienced in obtaining true sections. The results here given are based on as accurate axial sections as could be secured.

To resume the discussion of the eyes, in the present investigation especial attention has been given to the accessory eyes of the male. It has long been supposed that the mouth parts of the male disappear about the time of the second molt or the third nymph stage, and that in their stead develop a pair of eyes. A dorsal pair also appears at the same time. Because they are not present throughout the entire lifetime of the insect these four eyes are called accessory by Berelese, and they will be so designated in the following description.

The eyes as they appear in the adult will be described first, after which their development will be considered.

The ventral eyes, the larger of the two pairs, are situated one on each side of the median line in the caudal half of the ventral aspect of the head. They appear as two large, ovoid, closely approximated areas (each 60 x 50 micra). The dark central portion is surrounded by an outer band of red (Fig. 1). The dorsal eyes lie just caudad of the base of the antennae on the dorso-lateral line of the head. They are circular and entirely black, and about 30 micra in diameter (Fig. 2). The primary or lateral eyes can best be seen from the ventral side; as two, black, bead-like projections with translucent tips on the lateral surface of the head, opposite the cephalic half of the ventral eyes (Fig. 1 and 2).

The accessory eyes and perhaps the primary eyes as well are diplostichous, i. e. consist of two cell layers which are best seen in an axial section. Their general appearance, to a great extent, resembles those eyes found among spiders in which the visual rods are at the distal end of the retinal cells -- the so-called prebacillar eyes, examples of which are found among the Drassidae.

The dorsal eyes are similar in structure to those on the ventral surface but they do not extend so far entad as do the latter, a longitudinal section appearing like a shallow bowl (Fig. 6). A similar section of the ventral eyes taken across the head is slightly triangular with apex directed entad. The base of this triangle is depressed into a concavity in which rests the circular lens (Fig. 9). Immediately beneath it is the comparatively thin corneal hypodermis which is followed by a clear, crescent shaped space, the crystaline portion of Targioni-Tozzetti and Berelese. This is composed of the visual rods. Finally, there is the densely pigmented, reddish brown, proximal or retinal layer. At the base of these cells is a bed of nervous tissue, most abundant sligthly ectad of the center at the point where the optic nerve enters. Enclosing the whole is a thin, almost imperceptible enveloping membrane. Beginning with the lens each of these parts will be described more or less in detail.

The lens is a circular, transparent body and is extremely large; its size being almost equal to that of the remainder of the eye. It is of a homogeneous composition, except for a thin, yellow layer over its outer surface which somewhat resembles the ordinary chitin and is probably slightly hardened to act as a protection. In the body of the lens are sometimes seen a series of concentric circular striations. The lens' distal periphery has a greater radius than the proximal with the result that a pointed, hornlike projection overlaps the distal end of the underlying cells (Fig. 9 and 10). On the exterior, where the lens meets the body, it is encircled by comparatively deep groove chiefly due to a pushing out of the body wall into a ridge.

Between the lens and the visual rods is the extremely flattened layer of corneal hypodermis which at times, depending upon the age of the adult individual, is barely visible. This condition is due to the fact that the lens is formed at the expense of the corneal hypodermis which fact is likewise the cause of the disintegrating appearance of the layer. It will be considered again in connection with the description of the development. The cells of the corneal hypodermis are indistinct in outline, being frequently indicated only by the presence of somewhat compressed and elongated nuclei. Of these five at the most have been noticed, generally three or four and often in the adult but two. The peripheral cells are somewhat the longer, extending further both distad and proximad than the others, thus in the latter direction overlapping the visual rods (Fig. 9 and 10).

Surrounding the corneal hypodermis is a single row of large cells which deserve special attention. In a longisection of the eye they may be seen between the corneal hypodermis and the adjoining body wall, their broad bases lying below the visual rods, almost on a level with those of the retinal cells. The body of the cell tapers distad beyond the corneal hypodermis (Fig. 10). There is a large, circular, basally situated nucleus with a well defined nuclear network on which are scattered large particles of chromatin. The cells are densely covered with pigment and from their position may be considered to act as a sort of iris which prevents lateral rays of light from striking the visual rods (Fig. 9). The iris cells described by HESSE, REDIKORZEW and others as existing in the forms studied by them, are not so highly specialized and seemed to be more in the nature of pigment-bearing hypodermis cells which have otherwise altered but little and can be best homologized with certain cells in *Dactylopius* which lie outside of the iris cells and are not a part of the eye proper but form a ridge encircling the base of the lens. These are of a greater size than these of the adjoining hypodermis, are thickly covered with pigment and attain their position through a pushing out of the body wall into a ridge (Fig. 9 and 10).

Turning now to a consideration of the visual rods, they are seen to be in that portion of the eye usually occupied, in numerous ocelli heretofore described, by the cells composing the vitreous body. Since these are the only structures of such a character present in the eye, they doubtless serve both as visual rods and as a vitreous body. A cursory examination suggests the possibility of their being, or at least of their having been originally, a layer of cells. However a study of their development shows clearly that this is not the case; they are an integral part of the retinal cells. Each rod corresponds to a retinal cell from the distal end of which it extends perpendicular to the lens, all of the rods converging towards a common center (Fig. 7 and 10). They are translucent and slenderly shaped, tapering slightly toward their distal end. The abaxial rods are successively shorter in the direction of the periphery, being in a direct ratio to the length of the retinal cells from which they project. Separating the rods from one another is a dark line or seam which is broader at its base than elsewhere. An enlargement of the seam extends about the entire base of the rod where it joins the retinal cell. In structure the seam is composed of comparatively coarse granules which are to be differentiated from the body of the rod mainly by the fact that they stain more deeply. It is not of a chitinous nature (Fig. 11).

Just what is the function of these can not be stated with certainty. The longitudinal seams may serve the purpose of preventing rays of light from passing readily from one rod to the other. The basal thickenings remind one of the »lichtpercipierende elemente« in the eyes described by Hesse (99—00), but in this instance no nervous connection was found. Similar basal structures are present in the lateral eyes, a fact which would indicate that they might have some sensory significance.

A cross section through the rod region gives a mosaic of more or less well defined pentagonal or hexagonal areas; a clear central portion enclosed by a dark seam, reminding one of the facets of a compound eye (Fig. 11). Each hexagon represents the cross section of a rod which is therefore to be considered as a polygonal prism of five or six surfaces. In neither longitudinal nor transverse section is there any indication of a subdivision of the rod into smaller elements.

In addition to the function of sensory cells, the retinal cells also produce the pigment, under a dense mass of which they are hidden. It is composed of numerous, minute spherical granules of a brownish-red color, which in deep layers appear black. They are evidently the product of the retinal cells, for no others could be found that would produce pigment, and then, too, the granules are most abundant on the retinal cells. This causes the appearance of which BERELESE speaks, namely that the pigment is deposited in columns perpendicular to the plane of the lens. These granules fill the entire retinal layer, cover the proximal portion of the visual rods and, as before stated, are also formed in the ridge surrounding the lens as well as in the iris cells (Fig. 9). Granules, however, were not found in the antennae, as BERELESE thought. The redness of the antennae, which he attributed to this pigment, is found to a greater or less extent, throughout the entire body, and is due to some other cause. The nervous tissue at the base of the retinal cells has no pigment.

In a depigmented eye one sees great regularity in the arrangement of the retinal cells (Fig. 10). They are long and slender, and are considerably wider at their proximal than at their distal end. The cells on the mesal side of the eye are markedly shorter than elsewhere, although there is some variation throughout the entire eye. The rather large, oval nuclei lie at the basal end. At their distal ends, where the visual rods arise, the cells are closely applied to one another but an actual grouping of the cells, apparently, does not occur. Immediately below the nuclei the cells are much contracted and are prolonged into nerve fibers (Fig. 10 and 7).

The fibrils from the individual retinal cells can be traced but a short distance before they become lost in the optic nerve. The optic nerves for the several eyes arise independently of each other and are so short and stout as to appear merely like the prolongations of the two elongated lateral lobes of the supraoesophageal ganglion, from which they spring. The two nerves supplying the ventral eyes arise from the ventral surface of the lateral lobes and run for a short distance ventrad and mesad along the side of the head; they then turn further mesad and enter the base of the eye on its ectal side (Fig. 16). The two nerves to the dorsal eyes spring from the dorsal surface of the lobes, and also take a course following the contour of the head dorsad, gradually turning mesad to the base of the eye. The lateral eyes are so slightly separated from the lobes as to appear to be lying immediately upon them. The nerve can be seen best in the nymphal stages and will be considered later.

Finally, surrounding the eyes is a thin enclosing membrane in which may be seen at intervals several elongated nuclei. This membrane is composed of cells much resembling those of the reticulated connective tissue which fills the space between the ventral eyes. And, in fact, strands from this tissue fuse with the cells about the eye. It is, therefore, probable that the optic membrane is derived directly from the connective tissue rather than from the neural sheath (Fig. 4, 10, 12).

Simple as is the structure of the accessory eyes, that of the primary, or lateral eyes is still more so (Fig. 12). Important points of difference between the two types are, the absence of a corneal hypodermis, the lack of iris cells and likewise the apparent absence of visual rods. The lens in this case is nothing more than a slight thickening of the chitin with an outer convex surface. The fact that no corneal hypodermis is present may be due to the small size of the lens, in view of which the neighbouring hypodermis is sufficient to form it, or else keeping in mind the conditions in the accessory eyes, we may regard the layer to have been entirely consumed in the formation of the lens. Since the development of the lateral eyes was not followed this point cannot be definitely stated.

Beneath this lenticular thickening is a clear vitreous portion in which, at times, there appear to be faint indications of longitudinal lines corresponding to the seams in the visual rods of the accessory eyes. These, however, are probably artifacts and the vitreous body can be safely assumed to be in the nature of a lens which is formed independently of the part described above, through a secretion of the retinal cells and to compose the lower portion of the lenticular body. As in the accessory eyes, there are no rods among the retinal cells.

The latter are elongate, comparatively large and few in number, there being five to seven in a section. They are so arranged as to form a central depression which is filled by the vitreous body. Where the latter adjoins the retinal cells there are to be seen, between the respective cells, dark structures similar to those described in connection with the accessory eyes. Covering the cells is a thick mass of black pigment granules. Here too, the nuclei are in the basal ends and immediately proximad of them the cells are drawn out into nerve fibers which converge meso-ventrad to form a slender nerve that almost immediately joins the nerve leading to the accessory eye of its side, just before it enters the brain (Fig. 12). This connection can be seen best in the 3rd or 4th nymph stage when the nerve to the accessory eye is a comparatively thin cord, whose subsequent growth obscures the relation between the two.

Of the three pairs of eyes just described, the most interesting are the ventral accessory pair because of their relation to the mouth parts. As mentioned at the beginning, the opinion has long been prevalent that they replaced the mouth parts, a view that arose from the fact that these disappear when the eyes develop. For some reason the investigations of BERELESE regarding this relation have been overlooked. As long ago as 1893 in his excellent work on the Coccidae, »Le Coccinigle Italiane Viventi sugli Agrumi«, he furnished a good description of the buccal opening, and its relation to the oesophagus in the early nymphal stages of the male. However, no drawing was given.

Since so little is known concerning this subject, it might be well to give in a few words the results of BERELESE's work. The earliest important modifications take place in the first nymphal stage. The rostrum changes entirely, and the mandible-maxillary bristles are gradually absorbed, the only indication of them being a prominent, fleshy papilla on the ventral side of the head. From this papilla the oesophagus, in the form of a narrow cylindrical tube runs directly to the third pair of legs passing between the circumoesophageal commissure and then above the suboesophageal ganglion.

In my own examination of the third nymphal stage, I found the fleshy papilla and caudad of it, but slightly cephalad of the prothoracic legs an opening into the oesophagus, which latter runs dorso-cephalad to a point just caudad of the cephalic ganglion where it passes between the circumoesophageal commissure. The alimentary tract then turns caudad and extends along the dorsal side of the ventral ganglion. In this same stage there is to be seen the hypodermal thickening from which the eyes develop. It is situated some distance from the buccal opening, cephalad of the papilla and separated from it by a deep groove (Fig. 13).

From these facts one sees that after the eyes have begun to develop the mouth opening is still present and independent of the former, a condition that shows conclusively that it is impossible for the mouth parts to be actually replaced by the ventral pair of accessory eyes.

Development.

Passing now to a consideration of the development, it is needless to repeat that a thorough knowledge of an adult structure can be had only through a study of its growth. In the present instance, some of the most interesting features in regard to the structures under consideration were brought out by such a study. For these reasons it might be profitable to give a short account of the various developmental stages, of which there are roughly five, corresponding in a large measure with the nymphal periods of the insect, beginning with the second. As before, the ventral eyes will be taken as typical.

In the latter part of the second nymphal period, sometimes at the beginning of the third, the hypodermis, in the region from which the eyes develop, thickens through a proliferation and elongation of the cells. These are irregularly arranged in a single layer and cover most of the ventral surface of the head, except for the mid-ventral line. By the beginning of the third stage these two groups of cells meet along the median line and form a band of about uniform depth across the ventral surface. Before long, however, the cells of the original areas increase still more, both in number and length, so that at these two points they extend some distance entad. There is still but one irregularly arranged layer of cells (Fig. 3).

Shortly after this, but still at an early period in the third stage, is to be seen the beginning of the visual rods. They are formed by terminal growth at the distal ends of the retinal cells. PATTEN (87) found that in the eyes of *Acilius* an undivided strip of chitin forms across the distal end of the retina and then later becomes divided into rods corresponding to the individual cells. The rods in *Dactylopius* are separate and distinct from the very first. They do not appear to be of a chitinous nature but, on the other hand, to be composed of a granular substance secreted by the retinal cells. The first indication of their appearance is what seems to be at first sight an uninterrupted, dark line extending across the distal end of a longisection of the optic thickening, and even beyond to the shorter cells that form a transition between the elongated and the normal hypodermis (Fig. 4). Nevertheless, careful examination shows that the line is not uninterrupted. It is composed of a succession of numerous, slightly separated, circular areas that stain darkly, each in a hypodermis cell, which latter at their distal end are extremely slender. The dark areas are the basal thickenings of the visual rods. These soon, i. e. near the end of the third stage, begin to project distad of their respective cells, together forming a narrow, faintly staining band directly beneath the chitin (Fig. 4). In succeeding stages one can easily follow the gradual extension of the rods. Perhaps a comparison of the figures showing the various stages will give a better understanding of their future development than would a verbal description. In the fourth stage the rods increase their length very rapidly. The axial rods, which are the first to appear, continue to be longer than the others but this does not cause them to project beyond these. On the contrary the distal ends of the axial rods are lower than those of the others, since hand in hand with the elongation of the rods goes a sinking in of the axial portion of the eye (Fig. 5). When the pigment begins to be deposited during the latter half of the fourth nymphal stage, or even earlier, the rods have attained practically their full length, the only further change being a gain in diameter. From the very first the rods are, as in the completed eye, of a finely granular composition which does not stain readily in any of the stains used except Bleu de Lyon.

Almost simultaneously with the beginning of the visual rods the neural fibers appear, noticible first on the axial cells. The proximal ends of these cells now bend ectad so that the fibers converge toward the extreme ecto-proximal portion of the base, from which point a thin cord of fibers extends along the side of the head between the supraoesophageal ganglion and the body wall, as far as the base of the lateral eye, where it enters the brain (Fig. 4). About the nerve is a sheath which, however, is not derived from the neurilemma of the cerebral ganglion, although later with the increasing size of the nerve, the cells of this neurilemma do envelop it. The primary sheath, if it may be so termed, is derived from the neighbouring connective tissue. The cells have large nuclei and at either end of these the cell bodies are drawn out into long thin processes which are closely applied to the sides of the nerve (Fig. 4). As more fibers appear a cushion of nervous substance forms at the basal end of the retinal cells, but the size of the nerve increases slowly until the latter half of the fourth nymph stage. From then on it grows rapidly and attains such a size that, apparently, the optic lobes are prolonged until they reach the base of the eyes.

During the latter part of the third and throughout most of the fourth stage, a few large free cells are seen about the base of the eyes, not only of the ventral eyes but near the dorsal and the primary eyes as well. They occur singly or in groups of two to three; are approximately triangular in outline and of a coarsely granular composition with a good sized nucleus in which there is a clearly defined reticulation (Fig. 7, 12, 14). They are evidently migratory cells. What their function can be is not clear, but the fact that they are present where such great morphological changes are occurring renders it probable that they have a phagocytic function. At this time, too, not long after the nerve has appeared there may be seen in the cerebral ganglia, especially where the nerve enters, several large, oval nuclei about which however, no cell body is evident. Similar nuclei can also be found at various points in the nerve (Fig. 4, 6, 15). They are undoubtedly the nuclei of ganglion cells.

It was mentioned that the cells bearing the visual rods became pushed below the adjoining hypodermis. Hereupon, after both the visual rods and the nerve have advanced somewhat in their development, during the first half of the fourth stage, a change occurs in the hypodermis immediately about the eye, preparatory to the formation of the corneal hypodermis. The manner in which this originates is perhaps the most interesting and characteristic process in the entire development of the eye; it is certainly not the common mode of formation for this layer. The condition in the eyes of *Acilius* as described by PATTEN (87), conforms most closely to the present case. The layer is composed of cells which have thus far not been included in the optic thickening and is the result of the following changes; an enlargement of the hypodermis surrounding the optic thickening; a sinking down of the latter and a subsequent crowding in of the enlarged cells from all sides toward the center of the eye to form a layer above the visual rods. As a consequence the cells of the original thickening become the proximal layer and constitute the retina.

These changes, as already mentioned, begin about the end of the third stage when the cells of the optic thickening separate from the adjoining hypodermis with which they have up to this time been in contact. These surrounding hypodermal cells then increase greatly in size, their cytoplasm undergoes quite a change in appearence, becoming coarsely granular, and the nuclei likewise enlarge and become vacuolated. During this process the partial invagination of the retinal portion has been occurring. The future corneal hypodermis has meanwhile crowded up, about the retinal cells and now by a centripetal movement presses in to fill the depression above the latter. The series of transformations here described is shown in figures 5 and 6.

The corneal hypodermis, when finally in place, is composed of extremely large, relatively tall cells. In median longisections of the eye one sees the boundaries of these indestinctly so that the layer in this region appears to consist of a homogeneous granular substance in which lie enormous nuclei. Their number averages 4—5 for each section; two smaller ones lying between two that are larger. One's attention is straightway attracted by their gigantic size which is entirely out of proportion to that of the layer (Fig. 6). They are oval, occupy most of the basal half of the layer and show the characteristics of nuclei present in cells actively engaged in secretion. Those cells near the periphery have distinct outlines and are somewhat more slender.

In addition to the cells just described there are on each side of them especially large and interesting cells which give a characteristic appearance to this stage of the development. These are the iris cells. Their origin and composition is like that of the corneal hypodermis. In form they are long and tapering; their broad base with the large circular nucleus lies, as in the adult, below the groove which now first appears surrounding the lens, and their distal end extends to that of corneal hypodermis but is not in contact with the latter (Fig. 7). Instead they bulge outward crescent-like, leaving a space between themselves and the corneal hypodermis. I am inclined to think that the separation of these two is due to artificial causes during the preparation of the tissue. Nevertheless, the fact that there is no sign of tearing; that in other respects the tissue showed no tendency to part and that, finally, in everyone of the sections of this stage the structures concerned maintain the same relative positions might point to a natural condition.

Immediately after the formation of the corneal hypodermis it begins to secrete the lens. The supposition by Redikorzew (00), that in the ocellus of *Apis mellifica* the cells composing the iris perform a double function in that they aid in the formation of the lens is borne out by the action of the iris cells in this case. In fact they appear to be primarily cells of the corneal hypodermis which later act as iris. Thus far there has been no indication of a lens, but from this time on it grows rapidly at the expense of both iris and corneal hypodermis. In some of the preparations there could be seen bands of secreted matter between the corneal hypodermis and the already more or less firm portion of the lens.

The manner in which the lens attains its approximately circular shape is so well illustrated in the instance under consideration that it may be of interest to describe it in a few words. The initial region of greatest growth in the lens and consequently of most rapid decrease in the length of the corneal hypodermis corresponds to the axial portion of the latter. Here a depression in the corneal hypodermis quickly appears in which rests the developing lens, which is at first oblong with slender lateral projections overlapping the iris cells (Fig. 7). It is this concavity which enables the formation of a circular lens. The abaxial corneal hypodermis cells now being the taller extend distad some distance, in the early stages, to the chitin and thus the growing lens is surrounded on three sides by cells (Fig. 8). In this manner the lenticular substance is secreted in equal quantities on all sides with a more or less spherical body as the result. The iris cells form that part of the lens that projects beyond the lens proper and in a longisection of the completed eye appears as two horns, one on either side.

Simultaneously with the beginning of the lens appears the pigment. The increase in the amount of pigment proceeds hand in hand with the increase in the size of the lens, a condition of affairs that naturally might be expected, since from the very first the lenticular thickening to a certain degree at least must concentrate the rays of light and thus necessitate the protection of the sensitive cells. As mentioned in connection with the description of the adult eye no special pigment cells are present. Even before the pigment appears, that is, about the time when the corneal hypodermis is formed, the retinal nuclei enlarge as though in preparation for the secretory activity of the cells which follows (Fig. 6). The fine, spherical granules of reddish-brown pigment appear on the retinal cells at the very first indication of the lens, but in the iris cells the granules do not appear until the lens is well advanced. With the increase in the size of the lens the amount of pigment also becomes greater until, when the former is completed, the latter is a dense mass extending even to the surrounding hypodermis. With the depositing of the pigment and the formation of the lens the developoment of the eye is completed.

Summary.

The main points regarding the eyes of *Dactylopius* may be briefly summarized thus.

The adult individual has three pairs of eyes, two accessory and one primary. The latter are beadlike and lie on the lateral surface of the head. Of the former an oval pair is on the ventral surface and a circular one on the dorso-lateral surface of the head.

The accessory eyes have a large circular lens followed by a comparatively thin layer of corneal hypodermis encircling which is a single row of large iris cells. Below this there is a crescent shaped area of polygonal rods which are terminally situated upon the retinal cells and are separated from one another by a seam of denser material which is enlarged at its basal end. There is no grouping of rods or of retinal cells. From the proximal end of the latter extend the nerve fibrils which join to form the optic nerve which follows the contour of the head to enter the brain laterally. Reddish-brown pigment fills the retina, the iris and also a ridge surrounding the eyes. There are no cells which function as pigment cells alone.

The accessory eyes do not actually replace the lost mouth parts.

The primary eyes are extremely small. They have no corneal hypodermis, no visual rods, no iris. There is a lens below which are a few retinal cells. The nerve fibrils leave the cells proximally and the nerve joins that from the accessory eyes almost immediately.

The principal steps in the development may be outlined according to the several nymphal stages somewhat as follows.

The earliest primordia of the eyes are to be seen in the second nymphal period, when through a proliferation and elongation of the hypodermis two groups of cells are formed, one on each side of the mid-ventral line of the head and also behind each of the antennae on the dorso-lateral surface.

By the third stage the areas on the ventral surface have increased sufficiently to meet and the cells of the original groups protrude further entad. The visual rods then appear. They grow out from the distal end of the cells, a darkly staining spot on the end in question being the first indication of their coming. At practically the same time nerve fibrils appear at the proximal end of these cells. After this the cells thus far concerned sink below the adjoining hypodermis.

Thereupon, in the earlier part of the fourth stage, this hypodermis undergoes a change and pushing in from all sides becomes superimposed on the visual rods and forms the corneal hypodermis and the iris. These then secrete the lens. The depositing of the pigment keeps pace with the development of the lens.

Before closing I wish mention the fact that the subject was suggested to me by Prof. J. H. Comstock at Cornill University where the first part of the work was done. The development was studied in specimens collected in Munich, Germany, where, under the direction of Prof. Richard Hertwig, the work was finished. I take great pleasure, therefore, in thanking both Prof. Comstock and Prof. Hertwig for their kindness and I also greatly appreciate the interest taken in the work by Prof. Riley of Cornill.

Princeton, N. J., November 1908.

Bibliography.

1893—96. Antonio Berelese, Le Italiane Cocciniglie Viventi sugli Agrumi.

1886. P. Bertkau, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen. I. Die Augen der Spinnen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXVII. S. 589—630.

1885. J. Carrière, Das Sehorgan der Tiere, vergleichend anatomisch dargestellt. München und Leipzig.

1889. — Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und der Arachniden. Biolog. Centralbl. Bd. IX. S. 225—234.

1879. V. Graber, Das unicorneale Tracheatenauge. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVII. S. 58—93.

1879. H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen.

1899. E. Hentschel, Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. XII. S. 509—534.

1889. F. H. Herrick, The Development of the Compound eye of Alpheus. Zool. Anz. 12. Jahrg. Nr. 303.

1897. R. Hesse, Unters. über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen. Diese Zeitschr. Bd. LXII. S. 527—582.

1899. — V. Die Augen der polychäten Anneliden. Ebenda. Bd. LXII. S. 446—516.

1900. — VI. Die Augen einiger Mollusken. Ebenda. Bd. LXVIII. S. 379—477.

1901. — VII. Von den Arthropodenaugen. Ebenda. Bd. LXX. S. 347—473. Taf. XVI—XXI.

1891. K. Kishinouye, The Lateral Eye of Spiders. Zool. Anz. Bd. XIV.

1886. W. A. Locy, Observations on the Development of Agelena Naevia. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. XII. No. 3.

1887. E. L. Mark, Simple Eyes in Arthropods. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. XIII. No. 3.

1890. O. Pankrath, Die Augen der Raupen und Phryganidenlarven. Diese Zeitschrift. Bd. XLIX. S. 690—708.

1891. G. H. Parker, The Compound Eyes in Crustaceans. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. XXI. p. 45—140.

1887. — The Eyes in Scorpions. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. XIII. No. 6. p. 173—208.

1887. W. Patten, Studies on the Eyes of Arthropods. II. Eyes of Acilius Journ. of Morph. Vol. II.

1894. Fr. Purcell, Über den Bau der Phalangidenaugen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. S. 1—53.

1900. W. Redikorzew, Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. 4. Heft. S. 581—625.

1904—05. W. v. Reitzenstein, Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von Periplaneta orientalis und Cloëon. Zool. Jahrb. Bd. XVI. S. 161—178.

1867. A. Targioni-Tozzetti, Studii sulle Cocciniglie. Estrato dal Vol. III. delle Memorie della Soc. Ital. di Sci. Nat.

1868. — Degli Studi sulle Cocciniglie. Estr. dal N. Cimento T. XXVII. Fasc. di Febbr. e Marzo.

Explanation of the figures.

ax, axial portion of the visual rod;
bm, basement membrane enclosing the eye;
bt, basal thickening of the visual rod;
c, corneal hypodermis;
cg, cerebral ganglion;
ch, chitin;
ct, connective tissue;
da, dorsal accessory eye;
de, dorsal eye (accessory);
dn, nerve to the dorsal accessory;
et, entrance of the nerve to the cerebral ganglion;
fp, fleshy papilla;
g, groove surrounding the base of the lens;
ga, ganglion cell;
gn, ganglion cell;
h, hypodermis;
ho, hornlike projection of the lens;
ht, hypodermal thickening from which the eye develops;
i, iris;
l, lens;
mn, nucleus of the basement membrane;
n, nerve;
nc, nucleus of the corneal hypodermis;
nf, nerve fibrils;
ns, neural sheath;
o, oesophagus;
p, primary eye;
pg, pigment;
ph, phagocytic cells;
r, retina;
s, seam separating the visual rods;
sc, sheath cells about the developing nerve;
va, ventral accessory eye;
ve, ventral eye (accessory);
vg, ventral ganglion;
vn, nerve to the ventral accessory eye;
vr, visual rods.

Plate IV.

Except where otherwise stated the figures have been drawn by the aid of a Zeiss camera lucida, using Zeiss compensating ocular 12, 2 mm oil immersion objective, and a tube length of 160.

Fig. 1. An outline drawing of the ventral surface of the head to show the position of the ventral accessory and the primary eyes. Drawn with a dissecting microscope.

Fig. 2. An outline drawing of the dorsal surface of the head to show the position of the dorsal accessory eyes. Drawn with a dissecting microscope.

Fig. 3. The thickening of the ventral hypodermis of the head from which the ventral accessory eyes develop. Third nymphal period.

Fig. 4. Shows the beginning of the visual rods and of the nerve. Latter part of the third nymphal period.

Fig. 5. Demonstrates the position of the corneal hypodermis befor it is superimposed upon the visual rods. Early part of the fourth nymphal period.

Fig. 6. This shows the corneal hypodermis superimposed upon the visual rods. Fourth nymphal period; pigment not yet deposited.

Fig. 7. This is an early stage in the formation of the lens. The figure also shows the iris cells which appear about this time. Fourth nymphal period. Pigment now first begins to be deposited.

Fig. 7a. Shows the lens at a slightly earlier period than in fig. 7.

Fig. 8. This demonstrates an advanced stage in the formation of the lens. Latter part of the fourth nymphal period.

Fig. 9. The pigmented eye of the adult. The tube of the microscope was not drawn out for this drawing.

Fig. 10. The depigmented eye of the adult.

Fig. 11. This shows a cross section of the visual rods.

Fig. 12. The primary eye depigmented.

Fig. 13. A longisection of the head and the anterior portion of the thorax to show the mouth opening and the developing ventral accessory eye. The latter is made slightly diagrammatic. Third nymphal period. Drawn with number 6 ocular.

Fig. 14. A group of phagocytic cells.

Fig. 15. This shows the entrance of the nerve into the cerebral ganglion at the time of the third nymphal period. The direction of the nerves to the dorsal and ventral eyes respectively is indicated by the arrows.

Fig. 16. A transverse section of the head to show the relation of the six eyes to each other and to the cerebral ganglion. The figure is slightly diagrammatic and was drawn with a low power ocular.

Zur Entwicklung der Lungenhöhle bei Arion.

Nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Urniere und Niere, des Pericards und Herzens.

Von

Paul Heyder.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel V—VII und 6 Figuren im Text.

Einleitung.

In der neueren Literatur über die Ontogenie der Gastropoden wird die Schilderung der ersten Furchungsstadien und die Ableitung der Organe von den Keimblättern meist besonders berücksichtigt. Die Darstellung der weiteren Entwicklung tritt dabei häufig in den Hintergrund. Und gerade diese muß in erhöhtem Maße gewürdigt werden, wenn die Entwicklungsgeschichte auch für die Phylogenie in dem Typus der Gastropoden so fruchtbar gemacht werden soll, wie sie sich für die Erkenntnis der Abstammung andrer Tiergruppen schon erwiesen hat.

Die vorliegende Arbeit versucht diesen Gedanken bei den höchst entwickelten Formen der Gastropoden, den Stylommatophoren, geltend zu machen. Die Ontogenese der Lungenhöhle, über welche gewichtige Zweifel noch nicht völlig geklärt sind, erschien als ein geeignetes Objekt für einen Versuch auf diesem Gebiet. Gleich wichtig war jedoch auch die Ontogenie der übrigen Pallialorgane. Über die Entwicklung des Pericards und der Niere bestehen zwischen den verschiedenen Autoren sehr abweichende Ansichten, ebenso über den Ursprung der Genitalorgane, welche deshalb bei der Beurteilung des Gastropodenstammbaumes vorläufig kaum verwertet werden können.

Meine Untersuchungen beschäftigen sich mit *Arion empiricorum* Fér. *var. rufus*, einem Vertreter der höchstentwickelten Pulmonaten, der unbeschalten Stylommatophoren.

Material und Methoden.

Sämtliches Material wurde durch Zucht in den Monaten August und September 1907 erhalten. Dadurch war es möglich, das Alter der Embryonen genau festzustellen, ein Umstand, dessen Wert später hervorgehoben werden soll. Über die Einrichtung solcher Zuchtversuche mit Pulmonaten bietet die Literatur zahlreiche Hinweise; außerdem ist gerade bei *Arion empiricorum* die Eiablage mühelos zu erzielen, so daß ein näheres Eingehen auf diesen Punkt überflüssig erscheint.

Auch ich habe auf Grund exakter Versuche an isolierten Tieren die teilweise noch bestrittene Erfahrung gemacht; daß eine einmalige Begattung genügt, um zwei- bis dreimalige Ablage befruchteter Eier zu veranlassen. Die Pausen zwischen zwei solchen Eiablagen schwankten von 10 bis 22 Tagen.

Die Eier werden in Häufchen von 40 bis 150 unter Steinen, morschem Holz oder Laub abgelegt. Sie besitzen wie die vieler andrer Landpulmonaten zwei Hüllen, eine äußere weiße, weiche Kalkschale, die nach einiger Zeit gelblich und spröde bis zäh wird, und eine innere, durchsichtige Membran. Bei der Größe der fast kugelrunden Eier (Durchmesser 3,7—4,5 mm) ist das Herausnehmen der Embryonen aus den Schalen und dem umhüllenden Eiweiß äußerst einfach. Die Übertragung von einer Flüssigkeit in die andre geschieht am besten mit einer weiten Pipette.

Zur Konservierung benutzte ich Pikrinschwefelsäure, Sublimat-Eisessig und konzentrierte wässerige Sublimatlösung, letztere sowohl heiß als kalt. Das erstgenannte Fixierungsmittel erwies sich als minderwertig. Dagegen lieferte kalte Sublimatlösung sehr günstige Resultate. Allerdings war ich zu einer kleinen Modifikation gezwungen. Überträgt man nämlich die Embryonen, und besonders die jüngeren Stadien, in eine der genannten (und verschiedene andre) Flüssigkeiten, so beobachtet man ein mehr oder weniger starkes Zusammenfallen der äußerst zarten Kopfblase. Dieser Mißstand läßt sich vermeiden, wenn man zunächst der Waschflüssigkeit (physiologische Kochsalzlösung) einen Tropfen Sublimatlösung zufügt, um hierauf die darin befindlichen Embryonen rasch in die konzentrierte Lösung zu überführen. Obwohl ich keinerlei Nachteile aufgefunden habe, möchte ich diese Methode doch nicht empfehlen, wenn es sich um die Untersuchung histologischer Details handelt. Dagegen finde ich darin ein Mittel, die äußere Form des Embryo zu erhalten und die nicht zu vermeidende Schrumpfung auf einen mäßigen Grad zu beschränken. Selbstverständlich wurden auch solche Embryonen untersucht, bei denen diese Modifikation der Methode wegfiel.

Eine weitere Schwierigkeit bot sich bei der Herstellung der Schnittserien in der Sprödigkeit des Inhaltes des Magens und des Eiweißsackes, d. h. des Darmabschnittes, der die Kopfblase ausfüllt. Nach anfänglichen Mißerfolgen fand ich einer Empfehlung Prof. BÜTSCHLIS zufolge, daß man diesem Übelstande sehr wirksam begegnet, wenn man den einzubettenden Embryo je nach seiner Größe 1—2 Stunden mit $^1/_{10}$—$^1/_{15}$ %iger Sodalösung behandelt und den Aufenthalt im Thermostaten auf das äußerste Minimum beschränkt. Von derartig präparierten Embryonen liegen mir lückenlose Schnittserien von 5 μ Dicke vor.

Zur Färbung der Totalpräparate benutzte ich Alaunkarmin, dem des leichteren und gleichmäßigeren Eindringens halber einige Tropfen Essigsäure zugesetzt waren. Die Schnittpräparate wurden entweder mit Boraxkarmin und Hämatoxylin-chromsaurem Kali im Block gefärbt, oder auf dem Objektträger nach Vorfärbung mit Boraxkarmin mit BLOCHMANNscher Lösung. Beide Färbungsmethoden erwiesen sich als gut. Der ersteren muß ich den Vorzug geben bei der Tinktion des Ureterepithels. Schließlich ist noch zu bemerken, daß kein Embryo geschnitten wurde, der nicht auch zuvor aufgehellt, gemessen und gezeichnet war, so daß eventuelle Fehler in der Orientierung nachträglich festgestellt werden konnten. Die Orientierung geschah unter der Lupe, bei kleineren Objekten unter dem Mikroskop.

Endlich seien noch ein paar Worte über die Abbildungen gesagt. Es hält schwer, dem Leser mit noch so reichhaltig beigefügten Schnittbildern ein körperliches Bild zu geben. Deshalb wurde häufig von Rekonstruktionen Gebrauch gemacht; diese sind nach der bekannten Methode, Projektion auf die Medianebene oder die Fußbasis, hergestellt.

Eine letzte Kontrolle gab ich mir schließlich, indem ich mehrfach plastische Rekonstruktionen mittels der Plattenmethode anfertigte. Die Wachsplatten ersetzte ich durch Karton, dessen Dicke eine Spur weniger als ein Drittel derjenigen betrug, die aus der Dicke der Objektschnitte und der angewendeten Vergrößerung berechnet war. Bei dem Aufeinanderfügen war es also nötig, zwischen die einzelnen Kartonschnitte an verschiedenen Stellen je ein Doppelstückchen Karton einzulegen. Dadurch und durch die dazwischen gefügte Klebmasse wurde die entsprechende Dicke erzielt. Dieses Verfahren hat den Vorteil, daß es durch die zwischen den einzelnen Kartonschnitten befindlichen Spalträume nicht nur ein bequemes Überblicken der Lumina der Organe gestattet, sondern auch jeder Schnitt bis zu einem gewissen Grade übersehen werden kann. Will man die plastische Wirkung erhöhen, so hat man nur nötig, die Spalträume mit irgend einer Masse auszufüllen (sehr gut bewährte sich eine warme Mischung von Schlemmkreide und Leim). Derartig hergestellte Modelle lassen sich nach dem Trocknen bequem bemalen und zersägen.

Untersuchung.

I. Beobachtungen am lebenden Embryo.

Im Gegensatz zu den Embryonen von *Limax* und *Planorbis*, die beide ideale Beobachtungsobjekte sind[1], sind die von *Arion empiricorum* infolge ihrer Undurchsichtigkeit ziemlich ungünstig. Wenn ich nun trotzdem auf einige Untersuchungen am lebenden Embryo eingehe, so tue ich es, weil ich einmal zu einer umstrittenen Frage Stellung nehmen kann, ferner auf eine Erscheinung hinweisen möchte, deren bisher in der Literatur nirgends Erwähnung geschah.

Der erste Punkt betrifft die Funktion jener bekannten, eigentümlichen larvalen Organe, durch deren Besitz sich fast alle Landpulmonaten auszeichnen, und die man als Kopf- oder genauer Nackenblase und Podocyste oder Schwanzblase bezeichnet hat. Sowohl die älteren als auch die neueren Beobachter sind darin einig, daß man in ihnen larvale Circulationsorgane zu sehen hat. Während aber Gegenbaur (51) und Fol (80) beiden korrespondierende aktive Kontraktion zuschrieben, wollen Jourdain (84), F. Schmidt (95) und Meisenheimer (98) der Nackenblase nur eine passive Rolle zuerkennen, indem sie annehmen, daß sie von der Leibesflüssigkeit, welche die Podocyste durch den Körper preßt, aufgetrieben wird, da ihre Wand den geringsten Widerstand leistet. Dabei unterscheidet sich Meisenheimers Ansicht von der der beiden andern Autoren, indem er jede Bewegungsfähigkeit der Nackenblase leugnet. Wenigstens verstehe ich es so, wenn er sagt (S. 575): »So lange die Podocyste noch nicht ausgebildet ist, ist von einer Kontraktion der Kopfblase bei *Limax maximus* nichts zu sehen, ja selbst später sind dieselben kaum merklich, von einer mit der Podocyste abwechselnden selbst passiven Bewegung habe ich nie etwas beobachten können.« Diese letzte Beobachtung trifft auch für die Embryonen von *Arion empiricorum* zu. Auf keinem Stadium war es möglich, selbst bei 240facher Vergrößerung und genauester Messung, auch nur die geringste

---

[1] Fol, Etudes sur le dév. etc. »Je recommande donc tout particulièrement aux embryogénistes le *Limax maximus* et les *Planorbis complanatus* et *marginatus*« (p. 107).

Ausdehnung der Nackenblase zu bemerken, wogegen die cylindrische Podocyste derartig energische Pulsationen ausführt, daß sich ihr Durchmesser auf etwa das Doppelte, ihre Länge auf das Dreifache, ihr Volumen mithin auf das Zwölffache erhöht. Bei einer derartigen Sachlage, absoluter Ruhe der Nackenblase, stärkster aktiver Tätigkeit der Podocyste, wird die ersterwähnte Auffassung, die in beiden Circulationsorgane erblickt, hinfällig. Man muß die Einschränkung gelten lassen, daß die Nackenblase keineswegs die durch die Pulsationen der Podocyste durch den Körper getriebene Flüssigkeit aus eigner Kraft zurücktreibt.

Eine zweite Funktion will man der Podocyste zuerkennen, indem man sie als ein larvales Respirationsorgan deutet. Diese Ansicht stützt sich vor allem auf den extremen Fall, wie ihn die Gebrüder SARASIN (87) bei der ceylonensischen *Helix Waltoni* beschrieben haben. Hier erreicht die Podocyste den höchsten Grad der Ausbildung, indem sie sich gleichsam wie eine dritte Eihülle, um den Embryo schlägt. Bei *Limax maximus*, dessen flache, seitlich flügelartig verbreiterte Podocyste absolut und relativ genommen derjenigen von *Arion empiricorum* an Größe und wohl auch an Ausdehnungsfähigkeit etwas nachsteht, gibt MEISENHEIMER (98) an, daß sie der Eihülle meist dicht anliegt, an derselben unter Rotation des Embryo ununterbrochen entlang gleitet und so wahrscheinlich respiratorisch tätig ist.

Auf Grund meiner Befunde bin ich zu einer andern Ansicht gelangt. Die Lage des *Arion*-Embryo innerhalb der Eihäute ist nicht konstant. Bei mehr als der Hälfte aller untersuchten Eier war umgekehrt die Podocyste gegen das Eicentrum gerichtet. Der Embryo bewegte sich kaum merkbar mit der Fußsohle an der Eiwand, die Podocyste in leichtem Bogen stets über den Rücken geschlagen. Das von JOURDAIN (84) für *Arion emp. rufus* angegebene Verhalten der Podocyste »enroulé en spirale« konnte ich nur in Ausnahmsfällen konstatieren. Legt man Wert darauf, daß ein larvales Respirationsorgan sich in Berührung mit den Eihüllen befinden muß, so kann bei *Arion* nicht die Podocyste, wohl aber die Nackenblase als solches aufgefaßt werden. Denn der Embryo mag eine Lage einnehmen, welche er will, die Fußsohle, den Rücken oder die Seite der Eimembran anliegend oder genähert, oder selbst die allerdings seltene und nur bei älteren Stadien auftretende freie Lage in der Mitte des Eies, immer wird die Nackenblase unter sanfter Abflachung ihrer Kugelform mit der Eimembran in Kontakt stehen.

Genügt nun freilich diese Tatsache an und für sich noch nicht, die Nackenblase als larvales Respirationsorgan zu deuten, so macht eine andre Überlegung diese Annahme wahrscheinlicher. Ihre relativ größte Ausdehnung besitzt die Blase am achten Tage der Embryonalentwicklung, also zu einer Zeit, wo, wie später gezeigt werden soll, von einer Lungenhöhle noch nichts vorhanden ist. Mit dem Stadium, an dem das definitive Atmungsorgan sich einzusenken beginnt (Fig. 1, Taf. V), tritt die Nackenblase gegen den übrigen Körper zurück. Das ist nicht so zu verstehen, als ob sie ihr Wachstum einstellt; im Gegenteil, sie wächst noch beträchtlich heran. Aber ihr Wachstum wird von dem des Fußes überholt, so daß sich das Größenverhältnis zwischen beiden immer mehr zugunsten des letzteren ändert. Ein annähernder Stillstand im Wachstum der Nackenblase tritt erst ein, wenn sich das Epithel der inzwischen größer gewordenen und tiefer eingesenkten Lungenhöhle abzuflachen beginnt und so wohl dem Sauerstoffbedürfnis des Embryo anderweitig Genüge geschehen kann. Jetzt, wo die Lungenhöhle ihre Funktion erfüllt, wird die immer noch auffallend große Nackenblase in erstaunlich kurzer Zeit in den Körper des Embryo aufgenommen und rückgebildet. Diese beiden Prozesse, welche parallel nebeneinander herlaufen und sich in drei Stufen gliedern — größte Ausdehnung des larvalen Organs ohne Lunge, Einsenkung der Lungenhöhle und vermindertes Wachstum der Nackenblase, funktionierende Lunge und rapides Verschwinden der Blase —, lassen im Verein mit der in jedem Falle günstigen Lage der Nackenblase in bezug auf die Eimembran und das umgebende Medium den Schluß zu, daß die Nackenblase sehr wohl als ein larvales Respirationsorgan betrachtet werden kann.

Man könnte geneigt sein, diese Parallelität zwischen verschwindendem Larval- und entstehendem Definitivorgan auch auf die Podocyste und das Herz auszudehnen. Und in der Tat kann man aus dem längeren Bestehen der Podocyste auf das spätere Eintreten der Funktion des Herzens und seiner Verbindung mit dem Gefäßsystem schließen. Ein näheres Eingehen auf diese Umstände erscheint an dieser Stelle unnötig, da wir es bei der Podocyste zweifellos mit einem larvalen Circulationsorgan zu tun haben, wie aus der direkten Beobachtung hervorgeht.

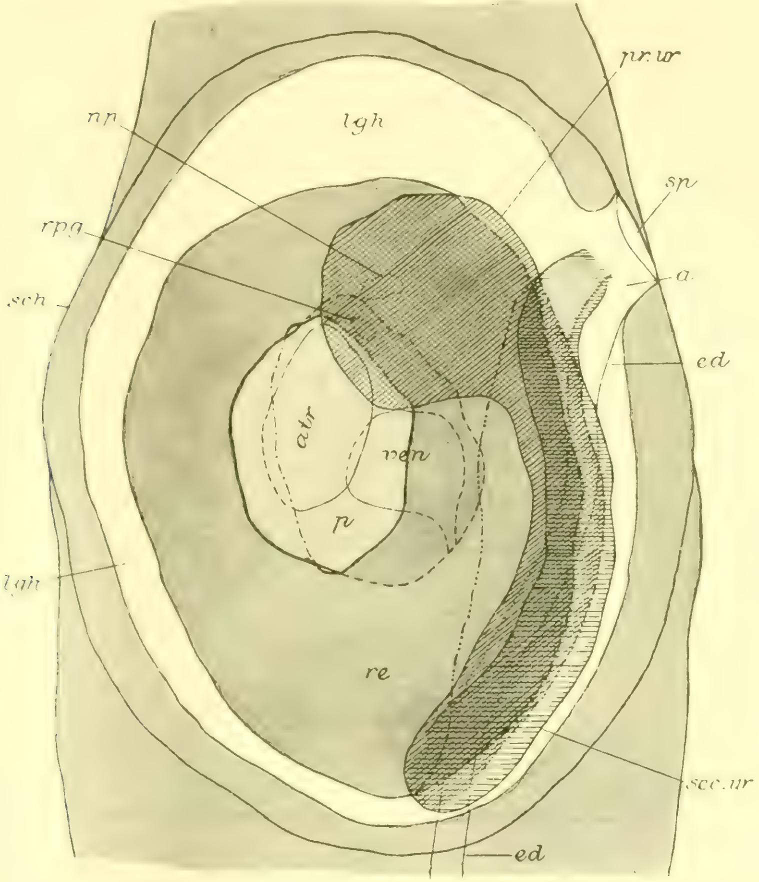
Denn daß ein auf den Pulsationen der Podocyste beruhendes Hin- und Herfluten der Leibesflüssigkeit stattfindet, davon kann man sich leicht überzeugen. Bei jeder Aufblähung der Podocyste bemerkt man, wie ein kleines, kugelrundes und schwach lichtbrechendes Körperchen durch den Strom der Flüssigkeit mitgerissen wird, und zwar anfangs axial, um in dem hinteren Ende der Podocyste zu sinken. Mit dem rückkehrenden Flüssigkeitsstrom wird das Körperchen nach einer kurzen Ruhepause wieder emporgerissen und in den Körper zurückgeführt. Wenn nun auch die Pulsationen langsam aufeinander folgen — ungefähr zehn bis zwölf in der Minute —, so folgen sich Expansion und Kontraktion jedoch so rasch, daß genauere Untersuchungen am lebenden Objekt unmöglich sind. Durch die Konservierung erhält man aber die Podocyste in kontrahiertem Zustande, und es dürfte wohl aussichtslos sein, das Kügelchen im Körpergewebe aufzusuchen. Erwähnen will ich noch, daß ich es immer in der Einzahl angetroffen habe, und zwar auf allen Entwicklungsstadien vom 14.—20. Tage. Ich will nicht sagen, daß es mit letzterem Termin verschwindet, wahrscheinlich entzieht es sich durch die stärkere Ausbildung der Podocyste der direkten Beobachtung. Bei erneuten Untersuchungen wird es sich empfehlen, das larvale Circulationsorgan in aufgeblähtem Zustande durch ein feines Haar abzuschnüren.

Über die Bedeutung dieses Körperchens lassen sich nach den wenig eingehenden Beobachtungen kaum Vermutungen aussprechen.

II. Der Pallialkomplex bei dem erwachsenen Arion emp.

Meine Befunde an Embryonen von *Arion emp.* machten es notwendig, die Pallialorgane auch am erwachsenen Tier zu untersuchen, obwohl die in bezug auf diesen Stylommatophoren völlig übereinstimmenden Arbeiten von Plate (91) und Rolle (07) vorliegen. Anfänglich, d. h. nach Untersuchung der mittleren und älteren Stadien, war ich geneigt, in manchen Punkten den älteren Angaben von Simroth (85) zuzustimmen. Die Untersuchung des erwachsenen *Arion* und vor allem der ältesten, fast reifen Stadien zeigte aber, daß die beiden erstgenannten Autoren Simroth vielfach richtig verbessert haben. Ich selbst stimme mit Rolle (07) vollkommen überein, abgesehen von einem nebensächlichen Punkt, der später erwähnt werden soll.

Simroth (85) hat zuerst die Topographie des Pallialkomplexes bei *Arion emp.* in den wesentlichen Punkten richtig beschrieben und die von den übrigen Pulmonaten stark abweichende Form der Niere hervorgehoben. Die Anordnung der pallialen Organe zeigt ein System von drei nahezu konzentrischen, elliptischen Ringen. Den innersten, von der Körpermediane etwas nach links gelagerten Ring bildet das Pericard (Textfig. 1 *p*). Um dieses legt sich allseitig die Niere (*re*); diese ihrerseits wird umkleidet von dem äußeren Ring, der Lungenhöhle (*lgh*). Nach Simroth sind sowohl die Niere als auch die Lungenhöhle in ihrer hinteren Region je von einem mittleren Septum durchzogen. Von der Niere sagt er (S. 234): »Sie ist anscheinend ein elliptischer Ring, vorn beträchtlich breiter als hinten und vorn rechts mit einem Ausschnitt; in Wahrheit ist sie ein geschlossenes Hufeisen, da hinten in der Mittellinie eine schmale Scheidewand hindurchgeht.« Die Untersuchungen von Plate (91) und Rolle (07) ergaben übereinstimmend, daß von einem solchen Septum der Niere nicht die Rede sein kann, der



Textfig. 1.

Rekonstruktion des Pallialkomplexes von *Arion empiricorum*. *a*, After; *atr*, Vorhof; *ed*, Enddarm; *lgh*, Lungenhöhle (weiß); *n.p*, Nierenporus; *pr.ur*, Primärureter (schräg schraffiert, sein verdeckter Kontur —··——··—); *p*, Pericard (hellgrau, rechts in die Niere eingebettet); *re*, Niere (dunkelgrau, ihr verdeckter Kontur —·—·—); *rpg*, Renopericardialgang (renale Mündung); [*sch*, Schild; *sec.ur*, Sekundärureter (horizontal schraffiert, sein verdeckter Kontur ··· —··· —); *sp*, Atemloch; *ven*, Herzkammer.

Vergleich mit einem Hufeisen also völlig zu verwerfen ist. Auch ich kann die Angaben dieser Autoren bestätigen. Dabei hat PLATE mit feinem Verständnis herausgefunden, daß SIMROTHS irrtümliche Auffassung die natürlichere ist. In dem ersten Teil seiner »Studien über opisthopneumone Lungenschnecken« (91) sagt PLATE S. 585: »Die SIMROTHsche Darstellung ist an sich viel verständlicher als die meinige; die Gestalt der Niere würde dann (nämlich wenn das Septum vorhanden wäre) so zu erklären sein, daß sich die Nierenspitze um das Pericard herum nach links geschlagen hätte und bis zur Basis der Niere nach hinten gewachsen wäre. Wie die Verhältnisse aber tatsächlich liegen (d. h. ohne Septum), läßt sich nicht entscheiden, ob die Nierenbasis nach vorn oder die Spitze nach hinten sich verlängert hat, oder ob beide einander entgegengewachsen sind.« Mit der letzten Annahme hat PLATE, wie ich bereits hier hervorheben und später ausführlicher darlegen werde, das Richtige getroffen. Nierenbasis und Nierenspitze wachsen sich in der Tat auf der linken Seite des Pericards entgegen und verschmelzen unter Auflösung der trennenden Scheidewand zu einem Ring mit einheitlichem Lumen. So plausibel mir zuerst die SIMROTHsche Angabe war, so mißtrauisch mußte ich jedoch sein, da er das Septum hinten und median erkannt haben wollte, während ich es nur seitlich links erwarten konnte. Die Untersuchung der spätesten Entwicklungsstadien gab mir dann Aufschluß über die Berührungsstelle der beiden Nierenenden und das Verschwinden der Scheidewand.

Ich kann mir vorstellen, wie SIMROTH zu seiner Meinung kam. In einer anatomischen Untersuchung von HANITSCH (88) finde ich die Angabe, daß die Falten in der Niere von *Limax agrestis* mit der gegenüberliegenden Wand auf mehr oder weniger große Strecken verwachsen und so Scheidewände vortäuschen können. Wenn ich nun auch bei *Arion* ein derartiges Verhalten nicht beobachtet habe, so dehnen sich die Nierenfalten häufig doch so weit aus, daß sie an die Gegenwand dicht anstoßen. Es ist klar, daß die makroskopische Betrachtung hier leicht echte Septen annehmen wird, auch wenn man »den anatomischen Befund durch Injizieren erhärtet«. Daß nun SIMROTH nur ein Septum und gerade hinten und median gesehen hat, erklärt sich wohl aus der Tatsache, daß das Lumen der Niere an dieser Stelle den geringsten Durchmesser besitzt, der an und für sich schon der Injektionsmasse den größeren Widerstand entgegensetzt.

In ihrem histologischen Bau schließt sich die Niere von *Arion* eng an die der übrigen Stylommatophoren an. Das Nierenlumen wird von zahlreichen Wandfalten durchzogen, die ebenso wie die Nierenwand von einem einschichtigen Epithel von Drüsenzellen gebildet werden. Jede einzelne Falte ist zur Stütze von Mesenchymelementen durchsetzt. Die Drüsenzellen zeigen die bekannte, etwas abgerundete Form und enthalten je eine große blasse Excretvacuole mit einem rundlichen Harnconcrement.

Der Harnleiter gliedert sich bei *Arion* wie bei der Mehrzahl der Landpulmonaten in zwei Abschnitte, einen proximalen, nach hinten ziehenden Schenkel oder Primärureter (Ureter descendens, PLATE) und einen distalen, sog. absteigenden, nach vorn gewandten Schenkel oder Sekundärureter (Ureter ascendens, PLATE) (Textfig. 1 *p.ur*, *sec.ur*). Der Primärureter entspringt auf der Rückenfläche der vorderen Nierenspitze und zieht an der rechten Nierenseite entlang nach hinten, diese nach oben zu mehr oder weniger weit umgreifend. Er besitzt besonders in seinem vorderen Teile, dem sog. Ureterkopf, ein weites Lumen und geht hinten mit einer kleinen Verengerung und etwa auf der Höhe des hinteren Nierenendes in den sekundären Harnleiter über, der nun seinerseits, den Primärureter und die ventrale Nierenfläche bis zum Pericard umgreifend, nach vorn verläuft, um in dem oberen, inneren Rand des Atemloches auszumünden. Die enge Anlagerung der beiden Harnleiterabschnitte aneinander unterscheidet *Arion* wesentlich von den übrigen Landpulmonaten, bei denen sich das Lungengewebe zwischen primären und sekundären Ureter einschiebt. Diese, *Arion* eine Sonderstellung zusichernde Tatsache hat SIMROTH (94) zu der Behauptung veranlaßt, daß in diesem Falle überhaupt kein sekundärer Harnleiter von einem primären zu trennen wäre. Beide Teile seien als der ursprüngliche Primärureter aufzufassen, der eine einfache Knickung erfahren habe, was eine nur äußerliche, aber keineswegs morphologische Ähnlichkeit mit andern Stylommatophoren biete. Wir werden später sehen, daß diese Ansicht nicht den Tatsachen entspricht, da sich auch ontogenetisch der Harnleiterapparat von *Arion* in zwei scharf gesonderten Partien anlegt.

Histologisch bietet der Ureter gegenüber dem andrer Landpulmonaten keine besonderen Verschiedenheiten. Die Wand des primären Harnleiters ist stark längsgefaltet und enthält in ihrem kubischen Epithel isoliert stehende und etwas über das Epithelniveau heraustretende Wimperzellen, deren Cilien strahlenartig divergieren. Diese Wimperzellen sind schon von *Limax* und *Arion* beschrieben und von PLATE (91) als »Calottenzellen« bezeichnet worden. Ich gebe eine Abbildung davon (Taf. VII, Fig. 24), da mir die ROLLEsche Figur 13 etwas stark schematisiert erscheint. Im sekundären Ureter treten die Falten sehr zurück, um schließlich in seinem Endabschnitt ganz zu verschwinden. Im einzelnen muß ich auf die Arbeiten von Plate (91), Stiasny (03) und Rolle (07) verweisen.

Das Pericard hat in der dorsalen Ansicht einen nahezu kreisförmigen Umriß (Textfig. 1 *p*); von der Seite gesehen erscheint es stark abgeplattet. Die Niere greift etwas über, mehr aber noch unter dem Herzbeutel hinweg, so daß dieser teilweise in erstere eingebettet liegt. Das Atrium des Herzens wendet sich nach links und etwas nach vorn und lagert sich ein wenig über den Ventrikel, so daß die Stellung der beiden Herzteile nicht völlig der prosopneumonen Lage der übrigen Pallialorgane entspricht. Der Renopericardialgang (Textfig. 1 *rpg*) liegt am Vorderende des Pericards — aber nicht, wie Rolle will, ganz vorn, sondern etwas an dessen Ventralseite — und verläuft schief nach unten und rechts hinten, so daß er in einem einzigen Querschnitt nie völlig, d. h. seine renale und pericardiale Mündung zugleich, getroffen werden kann

Wie schon oben erwähnt, behauptet Simroth, auch die Lungenhöhle sei in ihrer hinteren Region von einer medianen Scheidewand durchzogen. Plate äußert sich zu dieser Frage nicht, da sie außerhalb des Rahmens seiner Untersuchung lag. Rolle (07) sagt nur (S. 403): »Die Lungenhöhle bildet einen länglich ringförmigen Raum, der sich völlig um die Niere herumlegt«[1]. Da in diesem Satze nichts von einer Scheidewand erwähnt wird, darf man vielleicht annehmen, daß sein Verfasser deren Existenz leugnet. Immerhin wäre eine etwas eingehendere Beschreibung wünschenswert gewesen, um so mehr, als die Simrothsche Arbeit einen Widerspruch enthält. In seinem »Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken« (85) sagt er S. 235: »Die Lunge ist gleichfalls recht charakteristisch. Auch sie bildet anscheinend einen vorn verbreiterten Ring um die Niere, doch ist es wiederum nur ein Hufeisen, dessen Schenkel sich hinten berühren, aber durch eine Scheidewand an der Kommunikation verhindert sind.« S. 210 aber kritisiert Simroth folgendermaßen: »Endlich mag noch mehr der Merkwürdigkeit halber Lawsons Angabe, die *Limax*-Lunge sei durch ein Septum in zwei Cavitäten geteilt, Erwähnung finden, da sie in Gegenbaurs Grundzüge der vergl. Anatomie (2. Aufl. S. 554) übergegangen ist. Wie schon oben angeführt, liegt eine Verwechslung mit *Arion empiricorum* vor; wichtiger aber ist, daß bei keiner der beiden Arten an ein derartiges Septum zu denken ist.«

---

[1] Allerdings bezieht sich diese Stelle auf *Arion hortensis*. Der Verfasser weist aber auf die völlige Gleichheit mit *A. empiricorum* hin.

Ich habe *Arion empiricorum* mehrfach seziert, vom Rücken, von der rechten und linken Körperseite her geöffnet und mich überzeugt, daß auch die Lungenhöhle, ebensowenig wie die Niere, durch ein Septum hufeisenförmig geteilt wird. Der eingeschlagene Weg — Präparation unter der Lupe — ist in diesem Falle völlig einwandfrei, da eine Verwechslung mit Faltenbildungen ausgeschlossen ist. Zudem glaube ich, wie später begründet werden soll, aus der Entwicklung der Lungenhöhle schließen zu dürfen, daß ein Septum, falls es vorhanden wäre, auch hier nicht in die Medianebene des Organs fallen könnte.

Bevor ich zur Schilderung der Entwicklung der einzelnen Organe übergehe, seien einige Andeutungen über die Anordnung des Stoffes gegeben. Die Darstellungsweise ontogenetischer Vorgänge kann, vorausgesetzt, daß es sich um die Klarlegung der Entwicklung nicht eines einzelnen Organs, sondern eines Komplexes von solchen, bzw. eines ganzen Organismus handelt, eine doppelte sein. Die erste, mehr befolgte, hält den Embryo auf einer charakteristischen Ausbildungsstufe fest und schildert nacheinander die Organe in Anlage und Weiterbildung. Darauf fixiert sie eine zweite Entwicklungsstufe, eine dritte usw., bis das fertig ausgebildete Tier vorliegt. Diese Methode, die ja gewiß die natürlichere ist, insofern sie sich dem Werdegang des Organismus anschließt, hat den Nachteil, daß sie die Zusammenhänge auseinander reißt und damit die Übersicht erschwert. Die zweite Darstellungsweise verfolgt jedes einzelne Organ gesondert von der ursprünglichen Anlage bis zur völligen Ausbildung. Diese Methode, die weitaus durchsichtiger ist und von MEISENHEIMER (98) in seiner *Limax*-Arbeit mustergültig durchgeführt wurde, läßt sich nicht immer strikt befolgen. Sie verlangt eine Annäherung an die erste in dem Moment, in dem zwei Organe, von denen bisher nur das eine geschildert werden konnte, zusammentreten zu einer einheitlichen Bildung, um den weiteren Entwicklungsprozeß mehr oder weniger eng vereinigt durchzumachen.

Unter Berücksichtigung dieser kritisierenden Bemerkungen habe ich mich für die erste Methode entscheiden müssen. Nur so kann der Eigenart der Entwicklung des Atemorgans bei *Arion* und seiner innigen Verknüpfung mit der Mantelhöhle und durch diese wieder mit Ureter, Urniere, Enddarm und Genitalgang Rechnung getragen werden. Wo es irgend angängig ist, soll diese etappenmäßige Darstellung verlassen werden zugunsten einer mehr zusammenhängenden, ohne daß durch diesen Wechsel, wie ich hoffe, die Einheit der Schilderung allzu sehr gestört wird.

Man wird die vielleicht etwas befremdende Entdeckung machen, daß ich das Alter der jeweils untersuchten Embryonen mit großer Bestimmtheit angebe. Wohl alle früheren Autoren, die über Gastropodenentwicklung gearbeitet haben und gezüchtetes Material zur Verfügung hatten, vermeiden genaue Zeitangaben und sprechen von »jüngeren Stadien«, »wenig älteren Stadien«, »noch etwas älteren Stadien« usw. Damit ist eigentlich wenig gewonnen. Sie entschuldigen dieses Vorgehen mit großen Verschiedenheiten in der Dauer der Embryonalperiode der untersuchten Schnecke. Obwohl auch ich diese Erfahrung gemacht habe, will ich mit dieser Maßregel brechen, und zwar aus folgenden Gründen. Wenn man eine große Zahl von Embryonen untersucht, so läßt sich die dem betreffenden Tage zukommende Ausbildungshöhe im Mittel leicht feststellen. Ich habe gefunden, daß diesem jeweiligen Durchschnittswerte die überwiegende Mehrzahl der Keime mehr oder weniger nahesteht; nur ein kleiner Rest zeigt auffallende Abweichungen. Wenn nun auch je nach Ort und Jahreszeit die Dauer der Fötalperiode erheblich schwankt und meinen Zeitangaben somit wenig Wert zukommt, so erleichtern sie doch, wie ich aus eigener Erfahrung weiß, dem Leser zweifellos die Übersicht. Und wenn ich nachdrücklich betone, daß die hier aufgestellten Normen nur für meine Untersuchung Gültigkeit haben, so ist damit ausreichend vor einer Verallgemeinerung gewarnt.

III. Entwicklung der Lungenhöhle, Mantelhöhle und der in diese einmündenden Ausführgänge.

Die erste Anlage der Lungenhöhle fand ich an einem Embryo (Taf. V, Fig. 1 *lgh*), der charakterisiert ist durch die überwiegende Größe der Kopfblase (*Kpfbl*), deutliche Ausprägung des Fußes (*f*), schwach entwickelte Podocyste und eben eingetretene Verbindung zwischen Magen und dem kurzen ectodermalen Oesophagus. Ein solches Stadium, das noch kaum etwas von einer beginnenden Differenzierung des Mesoderms erkennen läßt und am 10. Tage dem Ei entnommen wurde, ist in Fig. 1 dargestellt. Die Anlage, die wir als diejenige der Lungenhöhle (*lgh*) bezeichnet haben, liegt an der rechten Seite der Nackenblase, etwas unter dem Nievau des Enddarmes (*ed*), der Medianebene des Körpers stark genähert und eine kurze Strecke hinter der äußeren Urnierenöffnung (*urn*). Auf diesem Stadium bildet die Lungenhöhle eine kleine, nach vorn gerichtete, blindsackartige Einstülpung des

Ectoderms. Während diese Einsenkung nach dem Hinterende zu allmählich verstreicht, stellt sie nach vorn eine wirkliche, kurze Röhre dar, so daß auf einem Querschnitt durch letztere Region das Lumen der Lungenhöhle als ein allseitig geschlossener Hohlraum erscheint.

Auf diesem Stadium ist von der Abgrenzung einer Mantelregion noch nicht die leiseste Andeutung vorhanden. Die schwache Vorwölbung, die sich an der dorsalen, hinteren Region der Nackenblase erhebt, ist lediglich auf Rechnung der Schalendrüse (*schdr*) zu setzen und geht allseitig kontinuierlich in die übrige Nackenblase über. Es ergibt sich also die interessante und bedeutsame Tatsache, daß zur Zeit der Lungenanlage von einer Abgrenzung des Mantelschildes, bzw. einer Mantelfalte und einer Anlage der Mantelhöhle noch nichts zu erkennen ist. Die Lungenhöhle tritt also ontogenetisch vor den letzteren Bildungen auf. Dieser Umstand, daß die Region des späteren Mantelfeldes oder (wie man bei den Gastropoden im allgemeinen sagt) Eingeweidesackes jetzt noch durch kein Merkmal äußerlich abzugrenzen ist, läßt den Ort der Lungenanlage nur ungenau bestimmen. Am besten orientiert hier Fig. 1, eine mit Hilfe des Totalbildes gewonnene Rekonstruktion eines 10tägigen Embryo, die deutlich die kurze, nach vorn gerichtete Vertiefung der Lungenhöhle (*lgh*) erkennen läßt. Fig. 14 auf Taf. VII zeigt einen Querschnitt durch die geschilderte Organanlage dieses Stadiums, der durch die vordere Region der Lungenhöhle geführt ist, so daß diese als geschlossener Hohlraum (*lgh*) erscheint. Das Fehlen der Zellkerne in der nach außen gerichteten Epithellage verrät jedoch schon die Annäherung an die etwas nach hinten folgende äußere Öffnung.

Das Ectoderm der Lungenhöhle unterscheidet sich vorerst histologisch nicht von dem der angrenzenden Körperwand, wie aus Fig. 14 hervorgeht. Es ist kubisch bis cylindrisch und reich an Kernteilungsfiguren, die auf rasches Wachstum hindeuten.

Es bliebe nun zu diskutieren, ob die beschriebene Einstülpung wirklich die Lungenhöhle aus sich hervorgehen läßt. Enddarm (Fig. 1 *ed*) und Urniere (*urn*) sind auf diesem Stadium schon weit ausgebildet; zudem sind sie räumlich weit von der fraglichen Anlage entfernt. Auch eine Verwechslung mit dem Nierenausführgang ist vollkommen ausgeschlossen, da ich seine Entwicklung, ebenso wie die des Genitalganges, vom ersten, etwas später auftretenden Ursprung an verfolgt habe. Es bliebe also nur der eine Verdacht, daß die als Lungenhöhle angesprochene Vertiefung die beginnende Bildung der Mantelhöhle sein könnte. Ich habe schon oben auseinander gesetzt, daß diese Annahme nicht in Betracht kommen kann. Außerdem scheint es nicht wohl möglich, diese scharf ausgeprägte, beutelförmige Einstülpung als Mantelhöhle zu deuten. Diese legt sich vielmehr, wie später gezeigt werden soll, und was auch als das natürlichere erscheint, als eine seichte Furche von größerer Ausdehnung an.

Ich habe alle diese Möglichkeiten nur deshalb erörtert, weil eine Durchsicht der Literatur ergibt, daß die erste Anlage der Pulmonatenlunge fast allgemein zeitlich der Mantelhöhle nachfolgend angegeben wird. Ich muß annehmen, daß die Autoren diese erste Einstülpung übersehen haben, was bei ihrer Kleinheit leicht möglich ist, oder deren Bedeutung verkannten und mit der wenig später auftretenden Mantelhöhlenanlage in Zusammenhang brachten.

Die extremste Stellung in dieser Frage nimmt GEGENBAUR (51) für *Limax agrestis* ein, insofern er die Lungenhöhle sich äußerst spät ausbilden läßt. So sagt er: »Als Anlage der Lunge konnte ich nur eine rechts unter dem Mantel befindliche, etwas vertiefte Stelle ansprechen, die sich im letzten Drittel der Fötalperiode auszubilden begann.« Bei *Clausilia* schildert er die Entstehung der Atemhöhle folgendermaßen: »Die Lunge entsteht als eine rechtseitige Einstülpung unter dem Mantelsaume gegen das Ende der Bildung des ersten Gehäuseganges. Gefäße sind auf ihr noch so wenig wie überhaupt im ganzen Körper entwickelt, und die Gestalt ist einfach die eines ins Körpercavum hineinragenden Blindsackes, dessen dünne Wandungen allerdings als eine respiratorische Fläche funktionieren können.« Aus diesen kurzen Angaben geht zur Genüge hervor, daß GEGENBAUR unmöglich den ersten Ursprung der Lungenhöhle gesehen haben kann. Ich entnehme das auch der Arbeit MEISENHEIMERS (98), der bei *Limax* die Lungenhöhle ebenso früh oder fast ebenso früh gesehen hat wie ich bei *Arion* und vor allem ihr kubisches Epithel betont, das erst durch allmähliche Abflachung die typische Plattenform annimmt. Allerdings berührt MEISENHEIMER nicht die auffallende Verschiedenheit zwischen seinen Ergebnissen und denen GEGENBAURS, obwohl er letztere erwähnt.

Die übrigen Autoren, welche sich mit diesem Gegenstand beschäftigten, ihm jedoch nur recht kurz gehaltene Angaben widmen, erkannten ebenfalls richtig, daß die Lungenhöhle als eine ectodermale Einstülpung oder Vertiefung entsteht, lassen diese aber, wie schon hervorgehoben, zeitlich auf die Anlage der Mantelhöhle folgen. Nur FOL (80) und MEISENHEIMER (98) sind andrer Ansicht. Der erstere stimmt völlig mit mir überein, wenn er schreibt (S. 184): »Le premier rudiment de la cavité palléale se montre avant l'apparition du manteau.« Auf die Ansicht MEISENHEIMERS werde ich erst nach der Schilderung der Mantelhöhlenanlage zurückkommen.

Die Lungenentwicklung bei den Basommatophoren wurde noch weit weniger eingehend verfolgt. Ihr Bildungsmodus ist ein andrer als der eben dargelegte und läßt sich besser im Zusammenhange mit der Mantelhöhle würdigen.

Die weitere Entwicklung der Lungenhöhle schreitet nun rasch voran, indem sie sich nicht nur weiter nach vorn einsenkt, sondern auch tiefer in das Körperinnere hinein. Das ist auf Fig. 2 dargestellt, einer Rekonstruktion nach einem Embryo, der einen Tag älter war, als der in Fig. 1 wiedergegebene. Auf den ersten Blick erscheint es, als ob die Lücke zwischen diesen beiden Stadien eine wesentlich größere wäre. Es wird sich aber zeigen, daß sich an Hand der Querschnitte das ältere mühelos von dem jüngeren ableiten läßt. Die geringste Veränderung in Fig. 2 gegen früher zeigt der Enddarm (*E.Darm*). Sein Endteil hat die mediane Lage noch völlig beibehalten, und nur sein Ursprung am Magen zeigt eine kleine Verschiebung nach rechts. Merkbarer ist seine Längenzunahme. Die Veränderungen, die an der Urniere vorgegangen sind, lassen sich ebenfalls auf ihr Längenwachstum zurückführen. Ihr absteigender distaler Schenkel hat sich in die Länge gestreckt, so daß er dem aufsteigenden proximalen Schenkel an Größe gleich kommt, während die äußere Urnierenöffnung durch diesen Prozeß tiefer und mehr nach hinten verlagert wurde, so daß sie jetzt der Lungenhöhle näher gerückt erscheint. Allerdings läßt sich nur der letztere Umstand aus Fig. 2 entnehmen, welche, der Raumersparnis halber, ebenso wie die folgenden Rekonstruktionen, nur einen kleinen Ausschnitt des Embryo bietet. Da aber die Orientierung der Abbildungen immer genau die gleiche ist, so läßt sich jeder dieser Ausschnitte mit Hilfe der Fig. 1 leicht zu einem totalen Embryo ergänzen. Der Mesodermzellhaufen hinter der Lungenhöhle, der schon auf dem vorhergehenden Stadium, allerdings nur undeutlich abgegrenzt, zu erkennen war und deshalb nicht eingezeichnet wurde, zeigt seine beginnende Differenzierung in Niere und Pericard (*re*, *p*).

Die für uns wichtigste Veränderung aber betrifft die Oberfläche des Embryo. In der Region der besprochenen Organe bemerken wir, an der Urnierenmündung beginnend und bis zur Lungenöffnung reichend, eine Rinne, bzw. eine dieselbe dorsal begrenzende Falte, welche nach hinten etwas schief emporsteigt. Diese Rinne ist die Anlage der

Mantelhöhle (*mlh*). Sie entsteht im Bereich der eben genannten Organe und nur auf der rechten Seite, nicht etwa auch gleichzeitig auf der linken. Der dorsale Rand der Rinne ist nur schwach ausgeprägt, wenigstens schwächer, als es auf Fig. 2 angedeutet ist, wo zur besseren Hervorhebung des Reliefs die Schatten stark verdunkelt wurden. Am ehesten läßt sich diese Anlage mit einem Wellental vergleichen, das in der Querrichtung sowohl nach der Dorsalseite als auch nach der den Fuß abgrenzenden Furche zu sanft verstreicht. An ihrem hinteren Ende geht die Rinne in die ziemlich weite Öffnung der Lungenhöhle über. Hier ist auch die einzige Stelle, an welcher der dorsale Rand der Mantelhöhlenanlage schärfer konturiert ist, so daß man hier von der beginnenden, für die Gastropoden typischen Vorwulstung des späteren Mantelfeldes sprechen kann.

Auf der Fig. 2 hat es den Anschein, als ob die erwähnte Rinne sich nach hinten über die Lungenhöhle hinaus bis in die Nähe des Enddarmes fortsetzt. Diese deutlich erkennbare, dicht hinter der Lungenöffnung gelegene Einstülpung ist aber die erste Anlage des Nierenausführganges, d. h. jenes Teiles, den wir früher als Primärureter kennen lernten (*pr.ur*). Durch die nahe Nachbarschaft der geschilderten Organe — Mantelhöhle, Lungenhöhle und Primärureter — wird allerdings der Anschein erweckt, als ob es sich hier um eine einheitliche, kontinuierlich fortlaufende Furche handle. Ein Blick auf Fig. 3, welche diese Organe in dorsaler Ansicht zeigt, lehrt aber, daß die scheinbar einheitliche Rinne in drei Teile aufzulösen ist, von denen nur der vordere, der Urnierenöffnung zunächst gelegene die Mantelhöhle repräsentiert. Die weitere Entwicklung wird diese Tatsache noch deutlicher hervortreten lassen.

Die zugehörigen Querschnitte sollen das Gesagte noch näher illustrieren. Fig. 15 ist ein nicht ganz genau quer geführter Schnitt kurz vor der Ausmündung der Lungenhöhle und zeigt diese daher als geschlossenen Hohlraum (*lgh*). An ihrer Außenseite sieht man die schwach ausgeprägte Mantelrinne (*mlh*), die auf dem nach hinten folgenden Schnitte die Lungenöffnung aufnimmt. Nach innen und über der Lungenhöhle liegt der schon erwähnte Mesodermzellhaufen, der gerade an dieser Stelle, wie das auch aus der Rekonstruktion (Fig. 2) hervorgeht, seine Sonderung in Niere (*re*) und Pericard (*p*) nur undeutlich erkennen läßt. Der weiter nach hinten geführte Querschnitt, Fig. 16, trifft die Anlage des Primärureters (*pr.ur*) in ihrer tiefsten Einsenkung und größten Annäherung an die Niere (*re*). Diese Abbildung ist kombiniert, insofern als der Nierenquerschnitt, weil besser erkennbar, dem vorhergehenden, die Fußfurche (d. h. die leichte nach hinten tiefer werdende Einschnürung zwischen Fuß (*f*) und übrigem Körper des Embryo), weil schärfer ausgeprägt, dem nächstfolgenden Schnitt der Serie entnommen wurde. Weiter nach dem Innern zu, noch fast genau median, liegt der Darm (*ed*), der durch alle Schnitte hindurch eine nahezu gleich bleibende horizontale Lage beibehält. Zum vollen Verständnis der Abbildungen Fig. 15 und 16 will ich noch daran erinnern, daß sich die Rückenregion des Embryo, welche später von der Mantelfalte umzogen wird und den sog. Schild oder Eingeweidesack bildet, nach hinten kegelförmig verjüngt. Die Anlage von Lunge und Niere findet sich demnach auf der rechten ventralen Seite dieses kegelförmigen Vorsprunges des Embryo. Je weiter nach hinten ein Querschnitt geführt, um so mehr nähert sich die Fläche, an welcher die Organe liegen, der Querrichtung.

Auch auf diesem Stadium (Fig. 2 und 15) läßt das Ectoderm der Lungenhöhle noch keine besondere histologische Differenzierung erkennen. Es ist das typische, kubisch-cylindrische der angrenzenden Körperoberfläche und Mantelhöhle. Das gleiche gilt für den primären Ureter (Fig. 16 *pr.ur*), auf den ich später im Zusammenhang zurückkommen werde.

Im Interesse größerer Übersichtlichkeit will ich die weitere Ausgestaltung der Mantelhöhle vorausgreifend kurz zu Ende führen. Zunächst ist hervorzuheben, daß sich die Lungenhöhle und der Primärureter tiefer einsenken und nun weiter nach innen vorspringen (Fig. 4 *lgh*, *pr.ur*). Die Hervorwölbung der Mantelfalte, die wir zuerst über und kurz vor der Lungenmündung entstehen sahen, dehnt sich jetzt weiter nach hinten aus. Zugleich wächst sie weiter ventralwärts herab (Fig. 17 u. 18 *mlf*). Der erste Prozeß läßt sich durch die Fig. 5, 6 und 7 leicht verfolgen (*mlh*). Aber immer noch ist die Mantelhöhle eine ganz lokal begrenzte Bildung von relativ geringer Längenausdehnung. Erst auf dem Stadium der Fig. 7 läßt sich auch auf der linken Seite des Embryo eine Mantelrinne nachweisen, und zwar als eine seichte, von einer Mantelfalte halb überdachte Furche, die gleich der der rechten Seite an der Urnierenmündung beginnt und eine kurze Strecke nach hinten zieht. Durch Weiterwachsen dieser anfänglich getrennten Falten der beiden Körperseiten nach vorn und hinten geht allmählich die ringförmig geschlossene, den sog. Schild umgrenzende Mantelfalte des fertigen *Arion* hervor. Die Vereinigung der beiderseitigen Falten bzw. Rinnen erfolgt hinten früher als vorn. Die vorstehenden Angaben, die nur die Formbildung der Mantelrinne berücksichtigen, werden in den Einzelheiten bei der Darstellung der Entwicklung der Lungenhöhle und des Nierenausführganges ihre Ergänzung finden.

Die Entstehung der Mantelhöhle ist wohl von allen früheren Beobachtern richtig, wenn auch meist sehr kurz und häufig etwas unklar dargestellt worden. Nur v. IHERING (75) macht eine Ausnahme, indem er bei *Helix* den Mantel sich als eine schildförmige Ectodermverdickung anlegen läßt, deren Rand sich allseitig über den Körper faltenartig herunter erstreckt und so zur Entstehung der Mantelhöhle Veranlassung gibt. Diese Ansicht hat schon FOL (80) widerlegt, indem er richtig angibt, daß sich die Mantelhöhle lokal als eine Ectodermeinsenkung bildet, die dann von der sich darüber legenden Mantelduplicatur überwallt wird.

Was die nackten Stylommatophoren angeht, so verdanken wir MEISENHEIMER (98) die ausführlichste Darstellung über diesen Punkt. Ich muß allerdings gestehen, daß mir seine sonst so klaren Ausführungen in dem Kapitel »Mantel und Lunge« nicht ganz verständlich sind. Vor allem finde ich eine Unklarheit in dem folgenden Satze (S. 590): »Der untere (?) Mantelrand bildet sich zuerst aus, indem der Rand des Schalenfeldes (Eingeweidesack) sich vorzuwulsten beginnt zugleich mit einer Einsenkung zwischen Schalendrüse und Eiweißsack. Diese Einstülpung bildet die erste Anlage der Lungenhöhle.« Hiernach hätte es den Anschein, als ob MEISENHEIMER Lungen- und Mantelhöhle zu gleicher Zeit entstehen ließe. Dies wäre, gegenüber der Meinung der früheren Autoren eine Annäherung an meine Auffassung. Dem steht jedoch eine andre Stelle desselben Kapitels entgegen (S. 591): »Durch die Einrollung des Schalenfeldes wird die ursprüngliche Einsenkung zur Bildung der Lungenhöhle weiter ins Innere verlagert, so daß wir also jetzt schon zwei Teile zu unterscheiden vermögen, nämlich die Mantelhöhle, hervorgegangen aus der sekundären Einrollung des ventralen Schalenfeldes, und die Lungenhöhle, die ihren Ursprung einer scharf ausgeprägten Einstülpung verdankt.« Daraus scheint hervorzugehen, daß MEISENHEIMER nun doch die Lunge vor der Mantelhöhle gesehen hat, insofern er die letztere aus der sekundären Einrollung des ventralen Schalenfeldes ableitet und die primäre Vorwulstung des Mantelfeldes gar nicht als Mantelfaltenanlage gelten lassen will. Dazu möchte ich bemerken, daß die Mantelhöhlenbildung eine stetig und gleichmäßig fortschreitende ist, so daß man eine Trennung in zwei Vorgänge, eine primäre Vorwulstung und eine sekundäre Einrollung, kaum wahrnehmen kann. Aus diesem Grunde muß ich in der ursprünglichen Vorwölbung der Mantelfalte, d. h. in der dadurch erzeugten Rinne, die erste Anlage der Mantelhöhle sehen. Schließlich präzisiert MEISENHEIMER seinen Standpunkt genauer (S. 649), indem er sich an FOL anschließt und mit diesem die Lungenhöhle (cavité palléale) von der nachfolgenden sekundären Einstülpung, der cavité du manteau scheidet. Dadurch ergibt sich auch zwischen MEISENHEIMER und mir eine gewisse Gleichheit der Auffassung, wenn er auch, indem er die Mantelfalte zu spät entstehen läßt, der Lungenhöhle einen etwas zu großen zeitlichen Vorsprung einräumt.

Bei den Basommatophoren ist die Entwicklung der Atemhöhle noch weniger gut bekannt als bei den Stylommatophoren. Ich kann mich hier beschränken auf die Arbeiten von RAY LANKESTER (74), RABL (75), WOLFSON (80) und FOL (80). Bei *Lymnaeus stagnalis* schildert RAY LANKESTER den Prozeß ungefähr folgendermaßen. Wenn die Schale frei geworden ist und dem aboralen Pole des Embryo wie ein Uhrglas aufsitzt, wölbt sich der Mantelrand vor und verlängert sich mehr und mehr, bis er auf der rechten Seite eine beträchtliche Strecke des Körpers überdacht. An dieser Stelle, verborgen durch den darüberhängenden Mantellappen, entsteht die Lunge als eine einfache Vertiefung.

RABL (75) stellt die Entwicklung der Lungen- und Mantelhöhle bei *Planorbis* etwas anders dar. Die Mantelfalte, die anfangs der Körperoberfläche dicht anliegt, hebt sich, ungefähr gleichzeitig mit der Bildung des Herzens, von dieser ab und erzeugt dadurch einen spaltförmigen Raum, die Mantelhöhle. Diese vergrößert sich mehr und mehr, und die sie überdeckende Mantelfalte bekommt dadurch das Aussehen einer Kapuze mit größtenteils freiem Rande. Eine weitere Umbildung wird später dadurch eingeleitet, daß der freie Mantelrand bis auf eine einzige, kleine, auf der rechten Körperseite gelegene Stelle mit dem Körperintegument verwächst. Diese freie Stelle ist das Atemloch, der durch die Verwachsung abgetrennte Raum die Lungenhöhle. Zu diesen Ausführungen muß ich bemerken, daß ich sie in der vorstehenden Weise interpretiere. In Wirklichkeit trennt RABL die beiden Höhlen nicht streng, sondern setzt die Mantelhöhle gleich der Lungenhöhle. Diese zweifellos falsche Auffassung, die sich aber in der Mehrzahl der Untersuchungen und unsern gebräuchlichen Lehrbüchern wiederfindet, sollte nach den Beobachtungen FOLS über die Selbständigkeit der Lungenhöhle (s. weiter unten) einer richtigeren Auffassung Platz machen. Man muß streng unterscheiden zwischen der Mantelhöhle oder Mantelrinne, die ringförmig den Eingeweidesack umzieht.

und der Lungenhöhle, die tief ins Körperinnere reicht und lokalisiert ist.

Im Gegensatz zu Rabl drückt sich Wolfson (80) für *Lymnaeus stagnalis* mit erfrischender Deutlichkeit aus (S. 365): »Der Mantelrand bildet schon sehr früh eine beträchtliche Hervorwölbung, die aus hohen, cylindrischen Ectodermzellen besteht. Anfangs verbreitet sich der Mantel (also auch die Schale) auf dem Embryo, ohne daß sich zwischen ihm und der Körperwand eine Spalte — die Mantelfalte[1] — bildet. Erst später beginnt eine wirkliche Umwachsung, wobei der Mantelrand als freier Wulst den Embryo umgürtet. Die rechte Mantelhälfte verbreitet sich viel weiter als die linke. Er verwächst mit der rechten Körperoberfläche bis auf eine kleine Öffnung — das Atemloch —, die in einen erweiterten Teil der Mantelhöhle — die Lungenhöhle — führt.«

Ein Vergleich dieser drei Autoren zeigt, daß sie in einem Punkte völlig übereinstimmen, nämlich in der Zeit der Entstehung der Lungenhöhle. Während aber Rabl und Wolfson diese direkt auf die Mantelhöhle zurückführen, will ihr Ray Lankester eine etwas selbständigere Stellung zuerkennen.

Der vierte Autor, Fol (80), geht ganz eigne Wege, indem er auch für die Basommatophoren denselben Entwicklungsmodus wie für die Stylommatophoren behauptet, also auch hier in der Lungenhöhle das primäre Organ sieht. Mit voller Schärfe legt er seinen Standpunkt dar (S. 209): »La cavité du manteau n'est qu'un enfoncement secondaire, qu'il faut se garder de confondre avec la cavité palléale« (d. h. der Lungenhöhle).

Was die Bildung der Mantelhöhle bei den Prosobranchiern angeht, so entsteht sie nach Bütschli (77) bei *Paludina* als eine faltenartige Ectodermeinsenkung zuerst am Hinterende des Embryo dicht vor dem After[2]. v. Erlanger (91) dagegen sieht ihre Anlage bei derselben Schnecke an der Bauchfläche[3] zwischen den beiderseitigen Wülsten der Mantelfalte als eine kleine Grube, die aber nicht eigentlich als Grube aufzufassen ist, »sondern nur einer Stelle der Bauchwand entspricht, welche mehr und mehr von der nach vorn wachsenden und sich erhebenden Mantelfalte umwallt wird« (S. 352). Die Mantel- bzw. Kiemenhöhle vertieft sich hierauf mehr, und zwar in der mittleren Region weniger als an den beiden Seiten, wodurch zwei seitliche Zipfel entstehen, von denen der rechte zum Ausführgang der Niere wird, während der linke mit dem Genitalorgan in Beziehung tritt. Mit der fortschreitenden Ausbildung rückt die Mantelhöhle, an deren dorsaler Wand die Kiemen als kleine ectodermale Höcker hervorsprossen, nach und nach auf die rechte Körperseite und nach vorn, bis sie die Lage einnimmt, wie sie von der erwachsenen Schnecke bekannt ist.

---

[1] Nach unsrer Auffassung und Bezeichnung Mantelrinne.

[2] Was Bütschli als Mantelfalte beschreibt, ist jedoch nicht die eigentliche Mantelfalte, sondern die Schalensaumfalte (»Schalenfalz« v. Erlangers), die später auf der ersteren liegt.

[3] Die Bezeichnung Bauchseite ist unzutreffend; es handelt sich um die Afterregion des Embryo, das Hinterende des Eingeweidesackes, an dem sich die Mantelhöhle natürlich etwas von der Ventral- gegen die Dorsalseite aufsteigend einsenken muß.

Bei den marinen Prosobranchiern beobachtete Bobretzky (77) die erste Anlage der Mantel- bzw. Kiemenhöhle als eine sichelförmige Ectodermeinsenkung, welche nach hinten von einem verdickten Wall begrenzt und überdacht wird, dem Mantelwulst. Die Kiemenhöhle hat hier, wie der Verfasser besonders hervorhebt, schon in ihren ersten Anfängen eine ganz asymmetrische Lage auf der rechten Seite des Embryo (*Nassa mutabilis*). Sie wächst in die Tiefe, so daß der Mantelwulst, der zur Zeit des ersten Auftretens der Atemhöhle den hinteren Rand bildete, nun den vorderen abgrenzt. Zugleich wächst sie in die Breite, bis sie die ganze Rückenseite einnimmt. Ebenso verläuft der Vorgang bei *Fusus*.

Über die Entwicklung der Opisthobranchier liegen eine ganze Reihe von Untersuchungen vor, die sich aber meistens auf die ersten Entwicklungsstadien beschränken. In den älteren Arbeiten von Sars (40), Nordmann (46), C. Vogt (46) und M. Schultze (49) finden sich keine Beobachtungen über die Entstehung der Mantelhöhle, ebensowenig bei Langerhans (73) und Blochmann (83). Hier sind lediglich die Angaben von Fol (75) für die Pteropodenentwicklung zu verwenden. Bei den Hyaliden sieht der französische Autor die erste Anlage der Atemhöhle in einem spaltförmigen Raum, der sich zwischen die Basis des Fußes und das Velum einschiebt, um sich dorsal und ventral auszubreiten.

Ich kehre nun zur Lungenhöhle zurück. Wir hatten sie verlassen als eine mäßig tiefe, wenig weit nach innen reichende Einsenkung von annähernd gleich bleibendem Durchmesser. Ihre äußere Mündung lag in der eben entstehenden Mantelrinne. Den nächsten Fortschritt zeigt uns das Stadium der Fig. 4, das 24 Stunden älter ist und somit dem 12. Entwicklungstage entspricht. Die geringste Veränderung gegen früher zeigt auch hier wieder der Darm; er liegt noch, abgesehen von der Rechtsverlagerung seines Ursprunges am Magen, annähernd in der

Symmetrieebene des Körpers. Die Lungenhöhle (*lgh*) dagegen ist nun ein ziemlich weit dorsal und medial reichender Sack mit weitem Lumen. Ihre dorsale Spitze liegt ungefähr auf gleicher Höhe mit der oberen Pericardgrenze. Auch ihre Lage zeigt eine Veränderung. Während sie früher zum Teil auf dem Zellenkomplex — Niere und Pericard — ruhte (Fig. 2), hat sie jetzt sich ganz vor diesen geschoben und greift sogar mit ihrer oberen Spitze um ihn nach der linken Seite herum.

Durch diese Verlagerung der Lungenhöhle und die schon erörterte Vertiefung der Mantelhöhle wird es nun schwer, die Grenze zwischen beiden genau festzustellen, um so mehr, als die histologische Differenzierung des Lungenepithels erst angedeutet ist. Vorläufig kann nur ein Faktor bei der Abgrenzung beider Höhlen verwendet werden, nämlich der primäre Ureter, bzw. seine äußere Mündung. Wir sahen ihn entstehen als eine dicht hinter der Lungenhöhle folgende Einsenkung. Durch die Ausbildung der Mantelrinne wird seine Mündung zunächst in diese aufgenommen und mit der Vertiefung der Rinne weiter nach innen geschoben. Durch einen zweiten Wachstumsprozeß, auf den ich weiter unten zurückkomme, wird der Primärureter aber so gedreht, daß seine Öffnung (*öff.pr.ur.*) ungefähr parallel mit der Achse der Lungenhöhle wird (Fig. 4 und 5), und dadurch die Grenze zwischen der Lungenhöhle und der Mantelrinne auf eine größere Strecke bildet.

Einige Schnitte werden dies besser lehren. Fig. 17 ist ein Schnitt, der zwischen einem Quer- und Horizontalschnitt ungefähr die Mitte hält, wie das die Strichlinie *AB* in Fig. 4, die seine Lage angibt, erkennen läßt. Er muß natürlich die Lungenhöhle (*lgh*) als einen weiten nach außen klaffenden Raum zeigen. Aber nicht die ganze angeschnittene Höhle ist als Lungenhöhle aufzufassen, sondern die eigentliche, der ursprünglichen Einstülpung entsprechende Atemhöhle reicht nur bis zur Linie zwischen den beiden *. Der nach außen (in der Figur nach rechts) liegende Teil einschließlich der mit *mlr* bezeichneten Partie dagegen ist die Mantelhöhle, welche erst nachträglich durch Einsenkung entstand und dorsal von der Mantelfalte (*mlf*) überdeckt wird, damit zugleich natürlich die Öffnung der Lunge in die Mantelhöhle. Der Schnitt Fig. 18 ist weiter kopfwärts, hart hinter der Renopericardialöffnung geführt und streift eben noch die Urnierenmündung (*öff.urn*, vgl. Fig. 4 Linie *CD* [Fig. 18]). Hier ist die Lungenhöhle (*lgh*) vollständig gegen außen abgeschlossen, die Mantelrinne (*) dagegen als eine seichte Einbuchtung, welche die Fortsetzung von *mlr* der Fig. 17 bildet, noch erhalten. In ihrem Grunde und am vorderen Ende (Fig. 4) öffnet sich die Urniere (Fig. 18 *öff.urn*).

Die Lungenhöhle wird auch jetzt schon durch die beginnende Differenzierung ihres Epithels charakterisiert. Allerdings ist dieser Vorgang zunächst nur örtlich begrenzt. Die Epitheldifferenzierung tritt zuerst der Ureteröffnung gegenüber auf, indem sich das Ectoderm abflacht. Auf Fig. 17 ist dies noch kaum bemerkbar; auf Fig. 18 dagegen, also weiter im Innern der Höhle, an der ventralen Wand, schon recht deutlich. Wie gesagt, beschränkt sich diese Abflachung vorläufig nur auf die distale, der Mündung benachbarte Region der Lungenhöhle. Ich möchte betonen, daß nicht überall die Schnitte das Lungenepithel schief treffen, sondern in kleinen, in Fig. 4 nicht berücksichtigten Falten auch in der proximalen Partie genau quer, was der hier deutlich einschichtige Bau beweist.

Das nächste Stadium (Fig. 5), welches wiederum 24 Stunden älter ist und dem 13. Tage des Embryonallebens entspricht, läßt auf den ersten Blick an Lungenhöhle, Niere und Pericard wenig Veränderungen erkennen. Dagegen hat der Darm (*E.Darm*) seinen Verlauf wesentlich verändert. Auf dem jüngsten von mir dargestellten Stadium (Fig. 1) nahm der Enddarm eine genau symmetrische Lage ein. Auch das Stadium der Fig. 2 läßt die Asymmetrie des Enddarmes noch nicht ersehen. Dagegen weist sein blindes Ende in Fig. 4 schon eine leise Senkung ventralwärts und ein minimales Herausrücken aus der Medianebene nach rechts auf, was selbstverständlich auf der Abbildung nicht anzudeuten war. Da der Ursprung des Darmes am Magen fixiert ist, so muß das einseitige, stärkere Wachstum des linken Mantelfeldes eine Biegung in seinem Verlauf, und zwar nach rechts hervorrufen. Es liegt also hier der erste Anfang einer Darmschlinge vor, und zwar von den für die Arioniden typischen vier die hinterste, d. h. die dem After nächstgelegene. Gleichzeitig wird auch der übrige Komplex der sog. Pallialorgane (Lungenhöhle, Niere und Pericard) bei diesem einseitigen Wachstumsprozeß in Mitleidenschaft gezogen; allerdings tritt das zunächst nur an der Mantelrinne und dem Primärureter klarer hervor. Die erstere, welche in Fig. 2 mit einer Neigung von etwa 40° nach oben und hinten emporstieg, hat sich jetzt (Fig. 4) etwas gegen die Horizontale gedreht; noch weiter fortgeschritten ist dies in Fig. 5, wo sie annähernd horizontal verläuft, d. h. parallel zur Fußsohle. Ferner wurde der Primärureter (*pr.ur*), dessen Öffnung ursprünglich ventralwärts und sogar etwas nach hinten schaute (Fig. 2), so weit verdreht, daß seine Mündung sich mehr und mehr nach vorn wendet und der Lungenhöhle zukehrt (Fig. 4 *öff.ur.pr*). Die Einsenkung dieser Öffnung in die Tiefe der Mantelhöhle wurde schon früher dadurch erklärt, daß die Mantelfalte (*mlf*) vorhangartig herabwuchs, und so nicht nur die Öffnung des Primärureters, sondern auch die ursprünglich weit nach außen klaffende Lungenmündung überdeckte. Auf Fig. 5 ist die Umbiegung des Darmes so weit fortgeschritten, daß die beiden dadurch erzeugten Darmschenkel, von denen der innere sehr kurz ist, einen Winkel von etwa 90° bilden. Durch die Biegung tritt das Darmende in den Bereich der Mantelrinne. Wir können dies von Fig. 5 bis Fig. 8 successive verfolgen. Auf letzterer ist das Darmende von dem Hinterende der Mantelfalte überwachsen worden, so daß der nunmehr durchgebrochene After (*a*) völlig in die Mantelrinne zu liegen kommt. Inzwischen hat aber auch der Verlauf des Darmes eine erneute Veränderung erfahren. Auf Fig. 8 und schon auf Fig. 7 bemerken wir die Ausbildung einer zweiten Darmschlinge. Diese kann nicht mehr oder wenigstens nicht allein durch das linksseitige stärkere Wachstum der Körperoberfläche erklärt werden. Denn der Endpunkt des Darmes hat auf diesen Stadien die Mantelrinne erreicht, er ist also schon annähernd fixiert. Die zweite Biegung des Darmes muß deshalb in erster Linie auf sein eignes Längenwachstum zurückgeführt werden, wobei der Ursprung am Magen und der After in der Mantelrinne als Fixpunkte zu betrachten sind.

Von diesen Wachstumserscheinungen werden auch, wie schon hervorgehoben, die übrigen pallialen Organe in Mitleidenschaft gezogen, indem sie langsam auf der rechten Seite des Embryo nach vorn rücken. Allerdings ist diese Verlagerung auf den Figuren, die ja nur kleine Ausschnitte sind, nicht zur Anschauung gebracht. Am ehesten läßt sie sich der Fig. 9 (Taf. VI) entnehmen, wo der Eingang zur Lungenhöhle sich schon völlig dem rechten vorderen Rand des sog. Schildes (Eingeweidesack) genähert hat. Wenn nun trotzdem die Lungenöffnung noch nicht ihre endgültige Lage inne hat, so kommt das daher, daß der Schild noch nicht seine volle Größe erreicht hat. Mit seinem Auswachsen nach vorn wird auch die Mündung der Lungenhöhle weiter nach vorn geschoben, so daß diese endlich eine kurze Strecke hinter den rechten Fühlern liegt (Fig. 12).

Die Lungenhöhle hat auf dem in Fig. 5 abgebildeten Stadium keine wesentliche Veränderung in Größe und Lage gegen das 24 Stunden jüngere (Fig. 4) erfahren. Dagegen hat sich die Niere erheblich vergrößert und ebenso der Primärureter (*pr.ur*), welcher nun als weites Rohr schräg nach hinten und dorsal emporsteigt und mit langer, schlitzförmiger Öffnung in die Mantelhöhle mündet. Diese hat eine beträchtliche Tiefe erreicht, auch in ihrem vorderen Ende, das die Urnierenmündung aufnimmt. Besser tritt das auf Fig. 6 hervor, die dasselbe Teilstück des Embryo in ventraler Ansicht zeigt. Die tiefe Höhlung (*mlh*) ist die Mantelhöhle, die nur zum Teil sichtbar, zum Teil vom Fußrand (*fr*) verdeckt ist. Der Übergang in die Lungenhöhle ist hier allerdings weniger gut zu sehen. Er wird ungefähr repräsentiert durch eine Linie, die man sich von der Urnierenöffnung (*öff.urn*) in der Richtung zum vorderen Ende des Darmes gezogen denkt (-----). Die Lungenhöhle (*lgh*) ist also der Zipfel, der sich nach vorn und unterhalb der Urniere (in Wirklichkeit dorsal von ihr) erstreckt. An der inneren Wand der Mantelhöhle zeigt sich die vom Fuß überdeckte, längliche Mündung des Primärureters (*öff.ur.pr*).

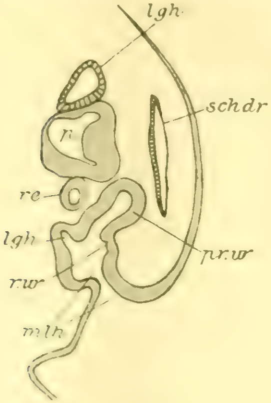
Noch komplizierter wird der Organkomplex durch das Auftreten einer neuen Anlage. Schon in Fig. 4 geht vom Hinterende der Mantelrinne eine kleine, zipfelförmige Einsenkung (*gtg*) aus, welche die Anlage des Genitalganges darstellt. Auf dem folgenden Stadium (Fig. 5) ist sie nur wenig tiefer geworden, hat sich aber an der Drehung der Pallialorgane beteiligt. Im einzelnen werde ich auf die Bildung des Genitalganges und der Urniere noch zurückkommen.

Das nächst ältere Stadium, Fig. 7 (zwischen 16 und 17 Tage alt), zeigt im großen und ganzen die schon bekannte Anordnung der Organe. Der Darm bildet seine zweite Schlinge aus, und die Urnierenöffnung ist vollständig in die Tiefe des vorderen Endes der Mantelrinne verlagert. Im übrigen sind die topographischen Verhältnisse wenig verändert.

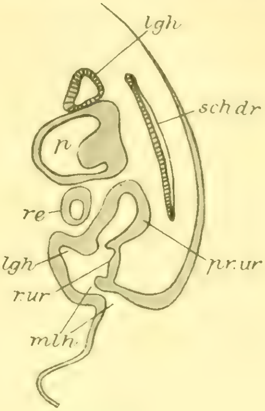
Die Lungenhöhle steigt als ein schmaler Sack in leichtem Bogen dorsal auf, der Niere und dem Pericard dicht anliegend und sich auch etwas auf deren linke Seite ausdehnend. Am besten zeigen das die Querschnitte Fig. 19—22 (Taf. VII) derselben Serie, die zur Rekonstruktion von Fig. 7 diente und auf letzterer durch vier Strichlinien markiert sind. Fig. 19 (vgl. Fig. 7, Linie *AB*) streift eben noch die Mündung der Urniere in die Mantelrinne (*öff.urn*) und zeigt die Lungenhöhle (*lgh*) als ovalen Querschnitt, dessen Epithel schief getroffen ist und deshalb den einschichtigen Bau nicht deutlich aufweist. Fig. 20 (Fig. 7, Linie *CD*) enthält die Lungenhöhle schon in größter Ausdehnung. Der kompakte Zellhaufen an ihrer konkaven Seite verrät die Annäherung an Niere und Pericard, welche sie halbmondförmig umgreift. Die Öffnung der Lunge in die Mantelhöhle ist hier durch die verbindende Zellmasse bei * angedeutet und schon auf dem in der Serie folgenden Schnitt vorhanden. Der Querschnitt Fig. 21 (Fig. 7, Linie *EF*) muß natürlich die Lungenhöhle in zwei Teilen zeigen, die durch Niere (*re*) und das Pericard (*p*) getrennt sind. Der dorsale, innere Teil (*lgh*¹) liegt auf und etwas nach innen vom Herzbeutel, während der untere, distale Teil (*lgh*) sich in die Mantelhöhle (*mlh*¹) weit öffnet. Auf Fig. 22 (Fig. 7, Linie *GH*) ist die Lungenhöhle nur noch an ihrem innersten Ende (*lgh*¹) getroffen, während die äußere Mündung in die Mantelhöhle (*mlh*) verschwunden ist. Aufschluß über die tiefere Einsenkung der letzteren gibt außer den Querschnitten die Verlagerung des Genitalganges (*gtg*) in Fig. 7, dessen Mündung sich nun nahezu auf dem Niveau der ebenfalls beträchtlich in die Tiefe gerückten Öffnung des Primärureters (*öff.ur.pr*) findet. Zur Erläuterung der Fig. 7 muß ich noch bemerken, daß die mit *öff.mlh* bezeichnete, schlitzförmige Öffnung der Verengerung der Mantelhöhle, *v* auf Fig. 21, entspricht. Diese Verengerung teilt die Mantelhöhle in zwei Regionen, eine innere, welche die Mündung der Lunge, des Ureters und des Genitalganges aufnimmt und recht eigentlich die Bezeichnung Mantelhöhle verdient (*mlh*¹), während für die äußere Region der Ausdruck Mantelrinne besser am Platze ist (*mlh*). Angesichts des einheitlichen Ursprunges ist es aber nicht empfehlenswert, die Sonderung in diese zwei Regionen allzu scharf zu betonen.

Die Abflachung des Epithels der Lungenhöhle hatte schon auf den Fig. 17 und 18 gegenüber der Öffnung des Primärureters begonnen. Jetzt hat sie bedeutende Fortschritte gemacht und sich über den größten Teil der Lungenhöhle ausgedehnt. Nur zwei Stellen machen eine Ausnahme, einmal ihr innerster Zipfel (Fig. 22 *lgh*¹), an dem das Längenwachstum am energischsten stattfindet, zweitens die in die Mantelhöhle einmündende Partie (Fig. 21 *lgh*). Aus Fig. 21 geht hervor, daß die Öffnung des primären Ureters (*pr.ur*), die früher als auf der Grenze von Lungen- und Mantelhöhle liegend kurz bezeichnet wurde, ganz der letzteren angehört. Diese Scheidung der beiden Höhlen, die auf Fig. 21 so klar ist, war auf jüngeren Stadien weniger scharf, ja verliert sich auch noch in der Serie, der Fig. 21 entnommen, auf weiter hinten folgenden Schnitten bald, so daß die Trennung in Lungen- und Mantelhöhle wiederum nur schwer durchzuführen ist. Der Übergang der ersteren in die letztere ist also ein allmählicher, nicht mehr scharf abgesetzter wie auf dem Stadium der Fig. 2. Abgesehen von den beiden charakterisierten Stellen hat die Epithelverflachung der Lungenhöhle einen ziemlich hohen Grad erreicht. Die Höhe der Zellen kommt dem Durchmesser der Kerne gleich, mitunter beträgt sie sogar weniger, so daß die Zellkerne vorspringen, womit der Übergang zum Plattenepithel gegeben ist.

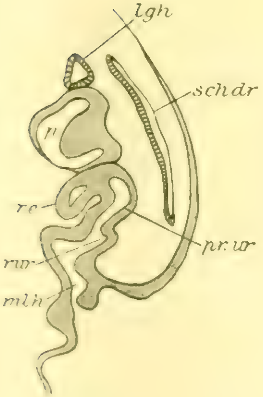
Vor der weiteren Ausgestaltung der Lungen- und Mantelhöhle müssen wir die Entstehung des sekundären Ureters berücksichtigen, d. h. desjenigen Teiles des gemeinsamen Harnleiters, der beim erwachsenen *Arion* als sog. absteigender Ureter (Ureter ascendens, Plate) bezeichnet wird und sich in der Umwallung des Atemloches öffnet. Noch auf dem Stadium der Fig. 5 sahen wir den Primärureter mit weiter


lgh
schdr
p
re
lgh
pr.ur
r.ur
mlh

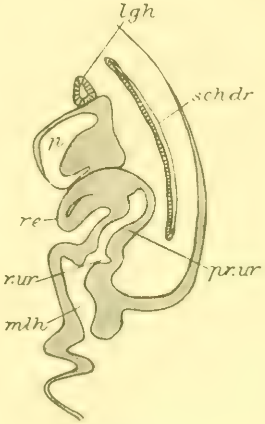
Textfig. 2.


lgh
sch dr
p
re
lgh
pr.ur
r.ur
mlh

Textfig. 3.


lgh
schdr
p
re
r.ur
pr.ur
mlh

Textfig. 4.


lgh
sch dr
p
re
r.ur
pr.ur
mlh

Textfig. 5.

Vier Schemata zur Darstellung der Ureterrinne und ihrer Beziehungen zum Primärureter. *lgh*, Lungenhöhle; *mlh*, Mantelhöhle; *p*, Pericard; *pr.ur*, Primärureter; *re*, Niere; *r.ur*, Ureterrinne; *schdr*, Schalendrüse. (Nähere Erklärung im Text.)

Öffnung in die Mantelhöhle münden. Auch jetzt noch ist seine Mündung ziemlich weit (Fig. 21), wenn sie auch auf der von der Seite gesehenen Ansicht Fig. 7 eng spaltförmig erscheint. Dagegen führt die Öffnung nun nicht mehr direkt in die Mantelhöhle, sondern in eine durch Einbuchtung aus dieser hervorgegangene Rinne (*r.ur*). Diese Rinne verläuft an der Außenwand der Mantelhöhle, dicht unter der Mündung des Primärureters, parallel mit dieser und wird dorsal und ventral je von einer Längsfalte begrenzt. Fig. 21 läßt diese Rinne (*r.ur*) noch wenig gut erkennen, wenigstens in ihrem Zusammenhang mit dem Primärureter. Die schematischen Querschnitte Textfig. 2—5 (aus derselben Serie wie Fig. 21 u. 22) dagegen lassen diesen Zusammenhang klar hervortreten. In Textfig. 2 ist die Rinne (*r.ur*) ziemlich scharf ausgeprägt, ohne daß allerdings ihre Zugehörigkeit zum primären Ureter zur Geltung kommt. Diese läßt sich eher aus Textfig. 3 ersehen, wo die beiden Längsfalten die Rinne rechtwinkelig abgrenzen. Die Textfig. 4 und 5 zeigen dann successive die innigere Verbindung der Rinne mit dem Primärureter, mit dem sie in Fig. 22 (Taf. VII) sich völlig vereinigt hat, indem sie sich durch Verwachsung der unteren Längsfalte mit dem gegenüberstehenden Rand der Öffnung des primären Ureters gegen die Mantelhöhle abgeschlossen hat. An dieser Stelle öffnet sich also der primäre Harnleiter überhaupt nicht mehr in die Mantelhöhle, vielmehr in einen von dieser abgetrennten Kanal, der allerdings in seinem weitaus größeren, vorderen Teile als Rinne mit der Mantelhöhle in offener Kommunikation steht, wie das die Textfiguren lehren. Diese Rinne ist die Anlage des Sekundärureters. Fig. 8, eine Rekonstruktion eines $16^1/_2$tägigen Embryo, zeigt die Ureterrinne (*sec.ur*) schon auf eine größere Ausdehnung, etwa ihre hintere Hälfte, von der Mantelhöhle abgetrennt. Wie dieser Verschluß zustande kommt, geht aus Fig. 13 hervor. Diese plastische Rekonstruktion wurde mittels der Plattenmethode gewonnen und repräsentiert elf hintereinander folgende Querschnitte von $5\,\mu$ Dicke, und zwar von vorn gesehen, so daß die rechtsseitigen Organe links liegen. Wir erkennen unter der weiten Schalendrüse (*schdr*) Darm und Niere, unter dieser den primären Ureter. Aber nur noch in den vordersten, dem Beschauer zugewandten Schnitten mündet er direkt in die Mantelhöhle. In den hinteren Schnitten wird seine Öffnung durch die Falte x von der Mantelhöhle abgetrennt und damit die direkte Kommunikation aufgehoben. Die Falte x erhebt sich am inneren Rand der Mündung des Primärureters, legt sich über die in die äußere Wand der Mantelhöhle eingesenkte Ureterrinne (*r.ur*) und verschmilzt mit deren ventraler, begrenzender Längsfalte, die hier übrigens ebenso wie die dorsale nicht mehr scharf hervortritt. Wächst die Falte x nun weiter nach vorn, so wird die Ureterrinne mehr und mehr zu einem geschlossenen Rohr umgewandelt, dem sekundären Harnleiter. So erfährt der Primärureter eine Fortsetzung nach vorn, die imstande ist, das

Nierensecret aufzunehmen und es, nach völligem Verschluß der Rinne, bis an den vorderen Mantelrand zu führen.

Die nächst höhere Entwicklungsstufe bietet Fig. 9, eine Rekonstruktion nach einem 18 Tage alten Embryo. Hier ist der Sekundärureter schon ein Kanal von beträchtlicher Länge, der seine Entstehung aus einer rinnenförmigen Vertiefung nicht mehr erkennen läßt. Über seine Lage soll später bei der Entwicklung der Niere Näheres gesagt werden. Vorläufig genügt es, darauf hinzuweisen, daß der primäre Harnleiter sich weit nach hinten erstreckt und dadurch den sekundären Ureter zwingt, ebenfalls nach hinten zu wachsen. So entsteht die charakteristische Knickung des Gesamtharnleiters. Die Übergangsstelle der beiden Ureterteile ineinander, die ich, im Gegensatz zu MEISENHEIMER (98), immer scharf beobachten konnte, wird durch diesen energischen Wachstumsprozeß weit nach hinten verlagert und liegt immer am hinteren Ende des primären Ureters. Über Topographie und relative Größenverhältnisse mag dann noch Fig. 11, eine von der dorsalen Fläche aufgenommene Rekonstruktion eines 23tägigen Embryo Aufklärung geben.

Es ist das unbestreitbare Verdienst V. IHERINGS, die Klärung dieser ontogenetischen Fragen angeregt zu haben. Bei der Auflösung der Ordnung der Pulmonaten in Branchiopneusten und Nephropneusten hatte er vermutet, daß sich der sekundäre Ureter der Stylommatophoren ontogenetisch aus einer Rinne der Lungenhöhle entwickelt haben könnte. Zu dieser Vermutung war er gekommen, als er bei südamerikanischen *Bulimus*-Arten erkannte, daß der sekundäre Harnleiter Übergänge von einer vollständig offenen Rinne zu einem auf seiner ganzen Länge geschlossenen Kanal biete. Da die V. IHERINGsche Nephropneustentheorie noch manchmal zu erwähnen sein wird, so möchte ich kurz ihren Inhalt skizzieren, obwohl ihr nur noch historisches Interesse zukommt. In seinem »Versuch eines natürlichen Systems der Mollusken« (76), ferner in seinem Werke »Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken« (77) und verschiedenen andern Schriften (76, 77, 85) vertritt V. IHERING die Anschauung, daß die »Pulmonaten« keine einheitliche Gruppe seien, insofern Gastropoden mit Lungenhöhle sich aus verschiedenen Familien herausbilden könnten. Er sieht also in den »Pulmonaten« Endreihen, die von verschiedenen Ausgangspunkten erreicht wurden. Nun gebe es eine Anzahl von Pulmonaten, die insofern übereinstimmen, als in ihrer Lungenhöhle rudimentäre Kiemen nachzuweisen seien (inzwischen als Osphradien oder accessorische Bildungen erkannt). In dieser Gruppe sei die Lungenhöhle zweifellos eine umgewandelte Kiemenhöhle, v. IHERING nennt sie deshalb Branchiopneusten. Bei den übrigen Pulmonaten stelle die Lungenhöhle dagegen eine Neuerwerbung dar, die hervorgegangen sei aus dem Endabschnitt des Ureters; diese Gruppe sind die Nephropneusten v. IHERINGS. Die wesentlichste Stütze der letzten Behauptung sah er in der Tatsache, daß bei den schon erwähnten *Bulimus*-Arten der successive Verschluß der Harnrinne zu einem Rohr vergleichend-anatomisch nachweisbar ist (85, S. 264): »Der am Enddarm entlang laufende Ureter von *Helix*, *Limax* usw. ist in der Tat ein innerhalb der Nephropneusten erworbenes Organ, dessen Entwicklung wir Schritt für Schritt zu verfolgen imstande sind. Bei niedersten Formen, wie *Peronia*, *Vaginulus*, *Bulimus* (*ovatus*, Südamerika) ist nur ein einfacher Harnleiter vorhanden, der gleichzeitig als Lunge und Harnleiter funktioniert. Schon bei letzterer Form aber hat sich neben dem Enddarm eine besondere Leitungsbahn für den Urin angelegt, und diese bei *Bulimus* noch offene Rinne ist es, welche durch eine von der Nierenmündung aus gegen das Atemloch hin sich entwickelnde Deckmembran in einen Kanal abgeschlossen wird. Die verschiedenen Stadien dieses Bildungsprozesses sind uns durch die südamerikanischen *Bulimus* noch erhalten. Man kann mithin den zugleich als Lunge funktionierenden Harnleiter von *Vaginulus* usw. als primitiven Ureter bezeichnen. Aus diesem hat sich dann innerhalb der *Bulimus*-Arten der sekundäre Ureter abgetrennt, den man von *Helix* so wohl kennt. Der primitive Ureter hat sich also der Länge nach in zwei Abschnitte zerlegt, deren einer die Lunge, deren andrer der sekundäre Ureter ist.«

BRAUN (88) hat zuerst die Ansicht v. IHERINGS geprüft und bestätigt. Nach seinen Untersuchungen mündet der kurze primäre Harnleiter auf einer gewissen Entwicklungsstufe bei *Helix* in eine Rinne der Lungenhöhle. Diese Rinne ist beiderseits von Längsfalten begrenzt. Indem die Ränder dieser Längsfalten sich zusammenlegen und verschmelzen, entsteht ein geschlossenes, vom primären Ureter bis zum After reichendes Rohr.

BEHME (89) hat die Angaben BRAUNS etwas weiter ausgeführt, ohne indes wesentlich Neues hinzuzufügen. Die Bildung des Kanals erklärt er wie BRAUN (S. 24): »Der Verschluß kommt jedenfalls durch Zusammenneigen und spätere Verwachsung zustande. Dies geschieht ganz allmählich von hinten nach dem Atemloch zu.«

Die von BRAUN und BEHME herrührenden Untersuchungen sind daher geeignet, die v. Iheringsche Nephropneustentheorie zu stützen, da beide den sekundären Ureter von der Lungenhöhle ableiten.

Meisenheimer (98) erkannte dann, daß die Harnrinne nichts mit der Lungenhöhle zu tun hat, sondern an der Wand der Mantelhöhle entsteht. Über den Verschluß der Rinne macht Meisenheimer keine Angaben, und aus seinen Frontal- und Sagittalschnitten läßt sich nichts entnehmen, was im Anschluß an meine Untersuchungen eine Deutung zuließe. Ich bin in der Lage, Meisenheimers Behauptung in der wichtigsten Frage nach der Herkunft der Ureterrinne zu bestätigen, anderseits zu erweitern; der von Braun und Behme behauptete Vorgang des Rinnenverschlusses stellt sich, wie wir gesehen haben, etwas anders dar. (Ich habe es vorgezogen, statt der Querschnittserie die daraus gewonnene, instruktivere Rekonstruktion Fig. 13 beizufügen.)

Ein Irrtum aber ist es, wenn Simroth (94) behauptet (S. 88): »Die Harnleiterverhältnisse von *Arion* dürften am einfachsten durch eine Knickung des primären Harnleiters (ohne Ausbildung eines sekundären) sich erklären lassen.«

Wenn wir die Entwicklung der Lungenhöhle weiter verfolgen, so müssen wir wieder an Fig. 8 anknüpfen. Im allgemeinen hat die Lungenhöhle hier, abgesehen von der Größenzunahme, ihre Form gewahrt. Sie reicht jetzt etwas über das Pericard empor und greift etwas weiter auf dessen linker Seite herum. Die Mantelfalte hat nun ihre endgültige, den Eingeweidesack ringförmig umspannende Ausdehnung erreicht, und jene Einsenkung der Mantelrinne, für die wir den Ausdruck Mantelhöhle angewendet haben (vgl. S. 116, Fig. 21 *mlh*[1]), hat sich mehr vertieft. Auf den vorhergehenden Stadien Fig. 4, 5 und 7 waren Lungenhöhle, Genitalgang und die ganze Mantelhöhle in blauem Ton angegeben. Auf Fig. 8 ist jedoch außer der Lungenhöhle nur der innere Teil der Mantelhöhle blau koloriert, der äußere Teil, die Mantelrinne, dagegen nicht mehr. Mit der Vertiefung der Mantelhöhle sind natürlich auch Urniere und After tiefer eingesenkt worden. Ich will hier hervorheben, daß mir über die Zeit des Afterdurchbruches keine sicheren Beobachtungen zu Gebote stehen. Die von mir hier allein angewendeten Querschnitte vermögen diese Frage nicht zu entscheiden, da das hintere Darmende in enger Berührung mit der Körperwand ist. So viel steht fest, daß mit dem Stadium der Fig. 8 der After gebildet ist.

Das 24 Stunden ältere Stadium der Fig. 9 (etwa 18 Tage alt) zeigt die Lungenhöhle (blau koloriert) in ihrer weiteren Ausbildung. Ihr innerster Zipfel hat sich weit auf der linken Seite des Pericards nach hinten verbreitet. weshalb man jetzt deutlich zwei Flügel oder Schenkel an ihr unterscheiden kann, einen rechten, rechts von Pericard und Niere, und einen linken, links davon gelegenen. Herz und Niere werden damit gleichsam in die Lungenhöhle eingebettet. Die Umhüllung beider Organe macht aber jetzt auch auf der rechten Seite Fortschritte in Form einer Aussackung, die der rechte Lungenschenkel nach hinten entsendet. Diese in Fig. 9 schon relativ große Aussackung (*lgh.r*) ist allerdings von Pericard und Niere vorerst räumlich weit getrennt. Sie erstreckt sich zunächst nur links von der Mantelhöhle und dem Enddarm (in der Figur also hinter beiden) fast wagerecht nach hinten. Aber schon jetzt fällt es auf, daß der rechte Lungenschenkel durch diese Neubildung, wenn auch nicht an Volumen, so doch an Länge gegenüber dem linken einen Vorsprung hat.

Mit der Vergrößerung der Lungenhöhle hält die Abflachung ihres Epithels gleichen Schritt. Alle neugebildeten Partien zeigen zunächst den Übergang zum kubischen, darauf zum plattenförmigen Epithel. Lediglich die Verlängerung des rechten Flügels macht eine Ausnahme. Sie behält an ihrer äußeren und ventralen Wand das ursprüngliche Cylinderepithel längere Zeit bei, während die gegenüberliegende Wand leicht abgeflachtes Epithel besitzt.

Auch die Mantelhöhle zeigt eine auffallende Veränderung. Ich darf vielleicht nochmals ihre Ausdehnung genauer bestimmen, da sie auf Fig. 9 besonders gut hervortritt. Auf dieser Figur sind Lungenhöhle, Mantelhöhle und Sekundärureter, die ja in gewissem Sinne eine Einheit bilden, durch schräge Schraffierung gekennzeichnet; um die drei Bildungen leichter unterscheiden zu können, ist die Lunge blau, der sekundäre Harnleiter grün angegeben. Die Tiefe der Mantelhöhle ist durch eine punktierte Linie markiert. Verfolgen wir diese, etwa oben an der Knickung der Urniere beginnend, so sehen wir sie zunächst ungefähr parallel mit dem äußeren Mantelfaltenrand verlaufen bis in die Nähe der Mündung der Urniere. Diese öffnet sich nun in die Mantelhöhle. Bis zu diesem Punkte ist es auch, daß wir die Bezeichnung Mantelrinne geeigneter fanden. Von der Urnierenmündung läuft der Kontur des Mantelhöhlengrundes immer rechts von (d. h. in der Zeichnung über) der Lungenhöhle gelegen, steil nach oben bis zum dorsalen Rand der Ureteröffnung. Diese bildet dann die Fortsetzung des Grundes der Mantelhöhle, die sich hierauf zum dorsalen Rand des Afters wendet, diesen aufnimmt und schließlich wieder als seichte Mantelrinne parallel dem äußeren Mantelrand nach hinten weiter zieht, um sich in die linksseitige Mantelrinne fortzusetzen. — Die wesentlichste

Veränderung der Mantelhöhle ist jene fingerförmige Einbuchtung *mlsp* (Fig. 9), welche den sonst kreisförmigen Verlauf des Mantel- oder Schildsaumes unterbricht. Diese Einbuchtung war auf Fig. 8, ja selbst auf Fig. 7 schon als wellenförmige Vertiefung (*mlsp*) angelegt. Auf diesen Stadien war aber ihre Bedeutung und Beziehung zur Mantelhöhle noch nicht klar zu verstehen. Fig. 9 aber gibt uns die Gewißheit, daß die zwischen After und Urnierenmündung sich einsenkende Spalte zum Atemloch in Beziehung steht. Durch diese Einbuchtung des Mantelrandes wird die Mantelhöhle ein Stück weit geöffnet, und der After, der vorher in der Tiefe der Mantelrinne lag, geht nun direkt oder fast direkt durch diese Öffnung nach außen. Der Spalt gestattet also einen freien Einblick in After und Mantelhöhle, von der man durch drei eng über- und nebeneinander gelagerte Öffnungen in drei weitere Organe gelangt: ventral in den Genitalgang (*gtg*), dorsal in den Sekundärureter und zwischen deren beiden Öffnungen in die Lungenhöhle, die sich in die beiden Schenkel spaltet (*lgh.r*, *lgh.l*). Etwas weiter vorn geht schließlich als viertes Organ, die Urniere, von der Mantelhöhle nach oben steigend, aus.

Über die weitere Ausgestaltung der Lungenhöhle ist nur noch wenig zu sagen, nachdem schon Fig. 9 deutlich ihre Zusammensetzung aus zwei sich entgegenwachsenden Flügeln erkennen ließ. Die Annäherung dieser Flügel hinter dem Pericard tritt auf dem folgenden, von der dorsalen Seite gesehenen, 23tägigen Stadium (Fig. 11) noch mehr hervor. Dabei ist der rechte Flügel (*lgh.r*) noch immer im Vorsprung. Seine geringe Breitenausdehnung darf nicht weiter stören, da seine Wandungen sich unter dem Einfluß der Konservierungsflüssigkeiten mitunter bis zur Berührung aneinander legen, bei den Rekonstruktionen aber keine Korrekturen vorgenommen wurden. Bei dem einige Tage älteren Embryo (Fig. 12) haben sich die beiden Lungenschenkel noch mehr genähert, was vor allem auf Rechnung des stark auswachsenden rechten Flügels zu setzen ist. Bei dem ältesten von mir untersuchten Embryo, der, 30 Tage alt, also fast völlig reif war, war jedoch die Berührung der Lungenschenkel noch immer nicht eingetreten. Ich muß daher annehmen, daß die Verschmelzung der beiden Flügel erst nach dem Ausschlüpfen der Schnecke erfolgt. Das raschere Wachstum des rechten Schenkels macht es aber sehr wahrscheinlich, daß die Verlötungsstelle nicht median, sondern links hinter dem Pericard liegt. Daß die sich berührenden Wände der beiden Schenkel nicht als septumartige Bildung erhalten, sondern aufgelöst werden, habe ich schon oben (S. 101) hervorgehoben.

Schließlich bleibt bei der Formbildung der Lungenhöhle noch ihre Begrenzung gegen die Mantelhöhle und die Ausbildung des Atemloches (Spiraculum, Pneumostom) zu erörtern. Wir fanden, daß es auf einigen Stadien mittleren Alters schwer fiel, die Grenze der Lungenhöhle gegen die Mantelhöhle genau zu bestimmen. Allmählich aber prägen sich die Ränder der Lungenöffnung schärfer aus, indem sie sich etwas vorwulsten. In Fig. 10, einer Rekonstruktion desselben Embryo wie Fig. 11, aber von der rechten Seite gesehen und bei doppelter Vergrößerung, stellt die Mündung der Lungenhöhle in die Mantelhöhle ein scharf umschriebenes ovales Loch dar (*öff.lgh*). Letztere ist wieder gut zu erkennen und nimmt genau denselben Verlauf wie früher, d. h. ihr Grund steigt vom vorderen Mantelrand steil auf, nimmt den Sekundärureter und den Enddarm auf und zieht parallel mit dem Mantelrand nach hinten. Gleich neben der Lungenmündung zieht der inzwischen vergrößerte Spalt des Mantelrandes, der zur Bildung des Pneumostoms Veranlassung gibt. Man hat sich nur vorzustellen, daß die seitlichen Ränder des Spaltes sich nach innen erheben, der Lungenöffnung nähern und mit deren ebenfalls etwas aufgewulsteten Rändern verwachsen. Dadurch wird selbstverständlich an jener Stelle die Mantelhöhle verdrängt, und die Lungenhöhle öffnet sich nun direkt, d. h. ohne Vermittlung der Mantelhöhle, nach außen, wie das vom erwachsenen *Arion* und andern Stylommatophoren bekannt ist. Weiter wird durch diesen lokalen sekundären Prozeß der After wieder etwas verdeckt und an die Innenseite des hinteren Wulstes des Atemloches verlagert, während der sekundäre Harnleiter ebenfalls an dem Innenrand dieses Wulstes, aber weiter dorsal und innen sich öffnet. Dadurch haben auch der After und die Uretermündung genau dieselbe Lage erreicht wie beim geschlechtsreifen Tier. Die Bildung des Atemloches wird vollendet, indem die mit * markierte Stelle des Mantelrandes (Fig. 10) in der Richtung des Pfeiles wächst und sich an und später auch über den gegenüberliegenden Mantelrand lagert. Dieser Prozeß, dessen Endresultat ein allseitig geschlossenes Loch, das Pneumostom, ist, läßt sich sehr gut auf einer Serie von Totalpräparaten verfolgen.

Über die Entwicklung der Blutgefäße in der Lungendecke stehen mir nur vereinzelte Beobachtungen zu Gebote, weshalb ich diesen Punkt unberücksichtigt lassen werde.

Dagegen möchte ich nun, wo die Entwicklung des definitiven Respirationsorgans bis zu einem gewissen Grad abgeschlossen ist, nochmals kurz auf die eingangs erörterte Bedeutung der Nackenblase zurückkommen, da die früher gemachten Angaben jetzt verständlicher sein werden. Schon bald nach ihrer Entstehung ragt die Lungenhöhle, wie wir sahen, blindsackartig in das Körperinnere hinein. Sie wird also zweifellos von der durch die Pulsationen der Podocyste hin- und herbewegten Lymphflüssigkeit umspült, und die Abflachung des Epithels läßt wohl schließen, daß eine Aufnahme von Sauerstoff aus der den Embryo umgebenden und in die Lungeneinstülpung eindringenden Eiweißmasse stattfindet. Sieht man von der Existenz der Blutgefäße in der Lungendecke ab — die übrigens nicht viel später erscheinen —, da eine mäßige Respiration auch ohne sie geschehen kann, und läßt man den Eintritt der respiratorischen Tätigkeit der Lungenhöhle zeitlich mit dem Beginn der Differenzierung ihres Epithels zusammenfallen, dann wird die früher ausgesprochene Parallelität zwischen dem entstehenden definitiven und dem schwindenden larvalen Respirationsorgan überraschend genau.

IV. Entwicklung der Urniere.

Die Urniere der unbeschalten Stylommatophoren hat Meisenheimer (98) am eingehendsten geschildert. Die Resultate meiner Untersuchungen stimmen mit seinen so weit überein, daß ich hier nur einiges über histologische Fragen zufügen kann. Manche Punkte vermag ich nicht aufzuklären, weil ich für die Lösung solch subtiler Fragen, die eine besondere Untersuchung erfordern, von vornherein nicht die günstigsten Konservierungsmethoden in Anwendung brachte.

Die erste Anlage der Urniere, die zeitlich wesentlich früher als die der Lungenhöhle auftritt, wurde von mir, da ich ganz junge Stadien nicht untersuchte, nicht beobachtet. Auf dem jüngsten dargestellten Stadium (Fig. 1) ist die Urniere schon ein ansehnliches Organ (*urn*), das einen proximalen, aufsteigenden und einen distalen absteigenden Schenkel unterscheiden läßt. Letzterer, der vorläufig beträchtlich kürzer ist als der erstere, mündet an der Seite der Kopfblase etwas unter dem Horizont des Enddarmes aus. Ob die linke Urniere der rechten an Größe und Lage genau symmetrisch ist, kann ich nicht sicher angeben. Ich hatte jedoch den Eindruck, als ob mindestens die äußeren Öffnungen nicht auf demselben Querschnitt liegen. In späteren Stadien tritt eine weitgehende Asymmetrie der beiden Urnieren ein, die aber ursprünglich sicher nicht so ausgeprägt, sondern eine sekundäre Erscheinung ist und durch die schon erörterten asymmetrischen Wachstumsvorgänge der Pallialregion auch ausreichend erklärt wird.

Auf Fig. 1 liegt die rechte Urniere in ihrer ganzen Ausdehnung dem Eiweißsack dicht auf. Da dieser annähernd kugelig ist, so muß auch die Urniere entsprechend gekrümmt sein. Der absteigende Urnierenschenkel besitzt ein einfaches kubisches Epithel, das mit der Annäherung an die äußere Öffnung mehr und mehr in cylindrisches übergeht (Fig. 19). Das Epithel des proximalen Schenkels ist ähnlich kubisch, doch treten in den Zellen kleine Vacuolen auf, die jedenfalls mit der excretorischen Funktion des Organs zusammenhängen. In der Nähe des proximalen Endes der Urniere treten die Zellen aus ihrem epithelialen Verbande auseinander, indem sie feine, pseudopodienartige Fortsätze erhalten, durch die sie untereinander zusammenhängen. Dadurch macht es häufig den Eindruck, als ob an dieser Stelle überhaupt keine geschlossene Epitheldecke vorhanden wäre. Eine wirkliche innere Öffnung der Urniere nach der Leibeshöhle habe ich jedoch nie beobachtet. Von einigen am weitesten nach innen liegenden, amöbenähnlichen Zellen geht eine gegen das Urnierenrohr gerichtete Wimperfackel aus, die in günstigen Fällen ihre Zusammensetzung aus zwei bis drei Einzelfackeln erkennen läßt. Die Vacuolisierung ergreift allmählich auch den distalen Schenkel, der also jetzt die Bezeichnung Ausführgang nicht mehr verdient. Vielmehr muß dieser Ausdruck auf den distalsten, der Mündung nächsten Teil beschränkt werden, der nach wie vor Cylinderepithel aufweist. Diesen Zustand erreicht die Urniere etwa am 12. und 13. Entwicklungstage und bewahrt ihn, abgesehen von der weiteren Größenzunahme, bis zu ihrer Auflösung, deren Beginn auf den 17. bis 18. Tag des Embryonallebens fällt und weniger als 48 Stunden beansprucht. Wenigstens habe ich bei allen 20tägigen Embryonen keine Spur der Urniere mehr finden können; wogegen sie alle 18 Tage alte Keime noch in voller Ausdehnung besaßen.

Allerdings zeigen sich gerade auf dem letzten Stadium schon Resorptionserscheinungen. Die Excretvacuolen im proximalen Teil der Urniere haben ihre größte Ausdehnung erreicht, so daß sie die Zellen fast ganz ausfüllen und das Plasma auf einen dünnen wandständigen Belag zurückdrängen. Weiter erfährt der absteigende Schenkel in seiner Mitte eine Verengerung (Fig. 9). Das Epithel, das in der auf die Verengerung nach außen folgenden Hälfte bisher cylindrisch war, flacht sich sehr stark ab, so daß es dem Lungenepithel ähnlich wird. Ich glaubte daraus schließen zu dürfen, daß dieser distalste Teil der Urniere ebenfalls respiratorisch fungiert, um so mehr als ich einige Zeit annahm, daß die Urniere in die Lungenhöhle ausmündet. Das erwies sich jedoch bald als falsch, womit auch die erste Annahme wegfallen dürfte.

Es wurde schon bemerkt, daß die linke Urniere eine etwas abweichende Lage hat. Ihre Mündung liegt etwas weiter hinten als die rechte, was anfänglich nur wenig, später viel mehr hervortritt. Ferner besteht ihr distaler Abschnitt gleich dem proximalen aus kubischen, vacuolisierten Zellen. Man kann deshalb bei der linken Urniere nicht von einem eigentlichen Ausführgang reden, wenigstens nicht in dem Sinne wie bei der rechten. Dies abweichende Verhalten zeigt Fig. 23, ein Querschnitt durch den Mündungsteil der linken Urniere eines 15tägigen Embryo, der das Organ naturgemäß etwas schief treffen mußte. Man sieht jedoch, wie sich die kubischen, vacuolisierten Zellen bis zur Mündung erstrecken.

Arion zeigt in seiner Urniere einesteils einen engen Anschluß an andre Stylommatophoren, anderseits auch ein für ihn charakteristisches Verhalten. Dieses äußert sich zunächst in der Form. Wir können nur zwei Schenkel unterscheiden. Es fehlt also der dritte, mittlere Schenkel, wie ihn MEISENHEIMER (98) bei *Limax* beschrieb, und der sich auch histologisch von den beiden andern Urnierenteilen scharf unterscheidet, insofern er schon sehr früh und während der ganzen Zeit seines Bestehens ein stark abgeflachtes Epithel besitzt, das proximal allmählich in das kubische Excretepithel des secernierenden Urnierenabschnittes, distal ebenso allmählich in die cylindrischen Zellen des eigentlichen Ausführganges übergeht. *Arion* zeigt also, wie das auch schon MEISENHEIMER (99) hervorhebt, ein einfacheres und ursprünglicheres Verhalten. In der Ausbildung der Vacuolen, der Wimperflammen usw. schließt sich *Arion* dagegen, soweit ich diese Verhältnisse untersuchen konnte, eng an *Limax* an. Da ich über die erste Anlage der Urniere keine Beobachtungen gesammelt habe, so will ich diese Frage nicht näher berühren. Es genügt, daran zu erinnern, daß für die Stylommatophoren allgemein ein ectodermaler Ursprung angegeben wird, so von MEISENHEIMER (98) für *Limax*, FOL (80) und MEURON (84) für *Helix*. Angesichts der oben geschilderten Übereinstimmung der Bauweise wird man nicht fehl gehen, wenn man denselben Entwicklungsmodus für *Arion* annimmt. Bei den Basommatophoren gehen die Ansichten weit auseinander, indem ein rein ectodermaler oder ein rein mesodermaler Ursprung angegeben wird, während die Mehrzahl der Forscher beide Keimblätter an der Bildung beteiligt sein lassen. Endlich wird der letztere Bildungsmodus für die Süßwasserprosobranchier und die Opisthobranchier behauptet, während den marinen Prosobranchiern innere Urnieren bekanntlich fehlen und durch äußere, sicher ectodermale ersetzt sind.

V. Entwicklung der Niere.

Schon mehrfach wurde jene mesodermale Zellmasse erwähnt, welche die gemeinsame Anlage von Niere und Pericard bildet. Die Fig. 2 und 3 (*re*, *p*) veranschaulichen ihre Lage zwischen Urniere und Enddarm, der Medianebene stark genähert und ventral von der Schalendrüse, rechts vom Darm. Auf diesem Stadium hat ihre histologische Sonderung schon begonnen, vor allem zeigt der hinterste Abschnitt, wie aus Fig. 16 (*re*) hervorgeht, eine radiäre Anordnung der Zellen, wie sie für die nächstfolgenden Entwicklungsstadien der Niere charakteristisch ist. Dagegen sind vorderer und mittlerer Teil dieses Zellkomplexes noch wenig differenziert. Es ist also jetzt schon klar, daß aus dieser Zellenmasse mindestens die Niere hervorgeht.

Der so charakterisierte Zellkomplex wurde von mir als ein Derivat des Mesoderms bezeichnet. Seine direkte Entstehung habe ich zwar nicht verfolgt; wenn ich trotzdem zu dieser Auffassung kam, so leiteten mich dabei andre Gesichtspunkte. Zunächst habe ich den fraglichen Zellhaufen schon auf einem früheren Stadium (Fig. 1) beobachtet, wo er noch weniger rechts von der Mittelebene liegt. Er läßt hier nicht nur keine Differenzierung erkennen, sondern seine Abgrenzung gegen das umgebende Mesoderm ist so unscharf, daß sich seine Umrisse nicht genau feststellen lassen (weshalb er auch in Fig. 1 nicht eingezeichnet wurde). Er bildet hier eine sehr lockere Zellmasse, die nur in ihrem Centrum ein kompakteres Aussehen annimmt. Daß sich diese Zellmasse nicht näher umgrenzen läßt, ist nicht nur Schuld ihrer unscharfen Konturen, sondern auch ihrer auffallenden Ähnlichkeit mit dem umgebenden Mesoderm. Noch Fig. 15, wo allerdings eine schärfere Abtrennung des Zellkomplexes erfolgt ist, läßt diese Ähnlichkeit erkennen. Eine künstliche Verschiedenheit wurde auf der Abbildung erreicht, indem in die Zellkerne der Herz-Nierenanlage die Chromatinkörnchen eingetragen wurden. Es kommt dazu, daß ich die in Rede stehende Zellmasse niemals in so inniger Berührung mit dem Ectoderm sah, daß eine Ableitung von diesem möglich schiene. Im Gegenteil, schon auf einem relativ jungen Stadium, Fig. 15, schiebt sich zwischen sie und das Ectoderm eine kompakte Mesodermmasse (*md*), deren Zellen wieder genau den Charakter derjenigen der Nieren-Pericardanlage tragen. Diese drei Merkmale, wenn sie auch nur negativ sind, machen es wahrscheinlich, daß die Zellmasse mesodermal ist. Wenn mir nicht gegenteilige Ansichten aus der Literatur bekannt wären, würde ich meine Auffassung mit größerer Bestimmtheit behaupten können. So muß ich die Frage am Ende offen lassen.

Es ist vor allem MEISENHEIMER (98), der die Pericard-Nierenanlage für ectodermaler Herkunft hält. Sie entsteht nach ihm in geringer Entfernung vom Enddarm und ventral von der Schalendrüse. An der bezeichneten Stelle wandern Ectodermzellen nach innen und ballen sich zu dem gemeinsamen Anlagematerial von Niere und Pericard zusammen. Ich will gleich hier bemerken, daß die Figuren MEISENHEIMERS recht überzeugend sind; hegt man auch keinen Zweifel an der Tatsächlichkeit des Vorganges, so kann man in dessen Auffassung doch geteilter Meinung sein. Trotz des energischen Einspruches MEISENHEIMERS kann man diesen Auswanderungsprozeß von Ectodermzellen als eine sekundäre Mesodermbildung deuten, wie sie in der Tat von WIERZEJSKI (97) für *Physa* und ähnlich von TÖNNIGES (96) für *Paludina* beschrieben worden ist. Was für MEISENHEIMER eine direkte Organanlage ist, kann somit nach andrer Auffassung einen Bildungsherd des Mesoderms darstellen.

Einen gemeinsamen Ursprung von Niere und Pericard behauptet auch POETZSCH (04) bei *Planorbis*. Es ist ihm aber nicht gelungen, die Herkunft der gemeinsamen Organanlage aufzuklären. Ihre Ähnlichkeit mit dem Mesoderm macht es auch hier wie bei *Arion* wahrscheinlich, daß sie aus dem mesodermalen Blatt hervorgeht. Zudem hat RABL (79) diesen Zellenhaufen als mesodermal beansprucht; freilich leitet er aus ihm nur die Niere ab. Da aber RABL die Pericardentwicklung gar nicht in den Kreis seiner Untersuchung gezogen hat, so dürfte die Beobachtung von POETZSCH betreffs der gemeinsamen Abkunft unwidersprochen bleiben. Für die Prosobranchier (*Calyptraea*) gibt SALENSKY (72) eine gemeinsame mesodermale Herkunft an und ebenso v. ERLANGER (92) für *Bythinia* und *Paludina* (über letztere siehe weiter unten).

Die übrigen Beobachter nehmen eine abweichende Stellung ein, insofern sie die beiden Organe aus gesonderten Anlagen, oder die Niere sekundär aus der Pericardwand hervorgehen lassen. Ich kann deshalb erst später darauf eingehen, nachdem die Entwicklung der Niere bzw. des Pericards bis zu einer gewissen Ausbildungshöhe besprochen wurde.

In dem Hinterende der erwähnten Zellmasse beginnen die Zellen, wie bemerkt, eine epitheliale Anordnung anzunehmen. Auf Fig. 16 (*re*) ist diese Umbildung weiter fortgeschritten. Dagegen läßt die mittlere Partie eine Trennung in Niere und Pericard, wie das auch aus Fig. 2 hervorgeht, noch kaum zu. Der Primärureter hat die Nierenanlage noch nicht völlig erreicht (Fig. 16 *pr.ur*).

24 Stunden später ist die Trennung der Zellmasse in Niere und

Pericard eingetreten (Fig. 4). Die erstere stellt ein kleines, längliches Bläschen mit kleinem Lumen dar (Fig. 18 *re*). Die einschichtige Anordnung des Epithels ist überall eingetreten. Die einzelnen Zellen haben cylindrische Form, dementsprechend streckt sich der Kern in die Länge. Ein weiterer Fortschritt ist durch die Verbindung der Niere mit dem Primärureter erfolgt; doch hat sich das Lumen der Niere noch nicht in das des Primärureters geöffnet. Die deutliche Sonderung in Niere und Herzbeutel erlaubt fortan eine getrennte Darstellung, weshalb ich den letzteren vorläufig außer acht lasse und zunächst die Niere weiter verfolge.

Die gemeinsame Anlage beider Organe bekundet sich zeitlebens in Form des Renopericardialganges. Dieser läßt sich schon sehr früh erkennen, und seine Entstehung erfolgt sehr einfach. An einer kleinen Stelle bleiben die beiden sich sondernden Organe durch einen dünnen Zellstrang verbunden. Durch Aushöhlung dieses Stranges wird die Verbindung zwischen dem Lumen der Niere und dem des Herzbeutels hergestellt. Auf dem Stadium der Fig. 4 ist diese Verbindung wegen der minimalen Größe des Pericardlumens noch nicht eingetreten. Wenn trotzdem der Renopericardialgang (*rpo*) eingezeichnet wurde, so soll damit nur die Stelle des soliden Zellstranges angedeutet werden. Der Querschnitt Fig. 18, der dem Stadium der Fig. 4 (Linie *CD*) entspricht, ist kurz hinter diesem Verbindungsstrang geführt; die beiden vorhergehenden Schnitte der Serie enthalten ihn als eine aus wenigen Zellen bestehende Brücke zwischen Niere und Pericard. Damit wären drei Teile des Excretionsapparates — Urinkammer, Primärureter und Nierenspritze — in ihrer Anlage fixiert. Der vierte und letzte Teil, der sekundäre Harnleiter, tritt, wie früher geschildert, wesentlich später auf.

Ehe ich auf die weitere Entwicklung eingehe, sollen die Angaben früherer Untersucher über die erste Nierenentwicklung berücksichtigt werden. Naturgemäß kann es sich jetzt nur noch um die Autoren handeln, welche die Niere unabhängig vom Pericard entstehen oder aus der Wand des Herzbeutels hervorgehen lassen.

Ich stelle auch hier wieder die Stylommatophoren voran. Bei diesen leitet Fol (80) die Niere von einer ectodermalen Wucherung ab; nachdem sich diese ausgehöhlt hat, sondert sie sich in Urinkammer (Niere), Ureter und Renopericardialgang. Auch Braun (88) und Behme (89), letzterer übrigens mit einiger Reserve, sehen in der Niere von *Helix* ein Derivat des Ectoderms, führen sie aber auf eine Einstülpung zurück. Meisenheimers Vermutung, daß diese beiden Autoren den Primärureter für die Anlage des gesamten Excretionsapparates hielten, wird durch meine Untersuchungen noch wahrscheinlicher, um so mehr als MEURON (84) bei *Helix* die Niere aus zwei gesonderten, später verschmelzenden Teilen hervorgehen sah. Von diesen beiden Teilanlagen sei die eine ectodermal und liefere den primären Harnleiter, die zweite, aus der die Urinkammer entstehe, sei mesodermaler Herkunft. Die Auffassung MEURONS würde, wenn man von der gesonderten Anlage der Niere absieht, vollkommen mit meiner Darstellung übereinstimmen. In gewissem Sinne schließt hier SCHALFEEW (88) an, da auch er die Niere für ein Produkt des mittleren Blattes hält. Allerdings ist seine Darstellung eine völlig andre. Im mesodermalen Pericard entstehe eine dorsale Falte; von den beiden so gesonderten Pericardhälften bilde sich die rechte zur Niere um, indem sie mit dem ectodermalen Ureter in Verbindung trete. Dieser Bildungsmodus wäre also gänzlich verschieden von dem, wie ihn MEISENHEIMER beschreibt, mit dem von mir gegebenen würde er jedoch im Prinzip übereinstimmen.

Für die Basommatophoren nimmt FOL (80), ähnlich wie für die Landpulmonaten, eine ectodermale Entstehung der Niere an. Dem steht RABLS (79) Angabe entgegen, der bei *Planorbis* den mesodermalen Ursprung der Niere und des Ureters behauptet. Auch nach POETZSCH (04) ist der Ureter nur in seinem distalsten Teil eine Einsenkung des Ectoderms. Die proximale längere Partie entstammt mit der eigentlichen Niere einem Zellhaufen, dessen Herkunft, wie wir sahen, POETZSCH unentschieden gelassen hat. Ectodermal ist ferner die Niere bei *Onchidium celticum* nach JOYEUX-LAFFUIE (82). Die auffallende Behauptung, daß hier der Renopericardialgang nur vorübergehend vorhanden ist und später verschwindet, hat PLATE (94) als unrichtig erkannt.

In ähnlicher Weise divergierend sind die Untersuchungen über diesen Punkt bei den Prosobranchiern. RABL (83) und v. ERLANGER (92) geben übereinstimmend eine mesodermale Abstammung der Niere für *Bythinia* an. Ihnen steht gegenüber SARASIN (92), der an einer Ableitung aus dem äußeren Blatt festhält. Am eingehendsten ist die ganze Frage wohl von ERLANGER (91) bei *Paludina vivipara* untersucht worden. BÜTSCHLI (77) hatte in der Niere eine ectodermale Bildung vermutet, eine Einstülpung der Mantelhöhle; v. ERLANGER wies jedoch nach, daß diese Einstülpung nur das Material für den Ureter abgebe. Die eigentliche Niere entstehe als eine zunächst paarige Ausstülpung des Pericards, von denen sich aber nur die rechte weiter entwickelt und mit dem rechten Zipfel der Mantelhöhle, der Ureteranlage, in Kommunikation tritt. Otto und Tönniges (06) haben diese Frage nachgeprüft und gefunden, daß das Pericard sich aus zwei soliden, aus dem Ectoderm hervorgegangenen Zellhäufchen zusammensetzt. Damit wäre auch für *Paludina* ein ectodermaler Ursprung des Pericards und der daraus hervorsprossenden Niere behauptet. Dieser Süßwasserprosobranchier würde sich dadurch wenigstens etwas enger an die marinen Formen anschließen, bei denen Bobretzky (77) die Niere ectodermal aus der Kiemenhöhlenwand hervorgehen läßt. Freilich steht dem die Behauptung Salenskys (72) gegenüber, wonach bei *Vermetus* beide Keimblätter an der Bildung beteiligt sind, da nur der Ausführgang ectodermal ist.

Man wird zugestehen, daß diese widerspruchsvollen Angaben über die Ableitung der Niere, die sich in abgeschwächtem Maße bei der Entstehung des Herzens wiederholen, kaum geeignet sind, eine einheitliche Auffassung zuzulassen oder ein aufklärendes Licht auf die Verhältnisse bei *Arion* zu werfen. Nur einmal wurde der von mir freilich nicht streng bewiesene Entwicklungsgang in völliger Übereinstimmung konstatiert, nämlich von v. Erlanger bei *Bythinia*. Sehr nahe kommt ihm Poetzsch bei *Planorbis*. Weiter zeigt sich eine mehr oder weniger große Übereinstimmung mit Meuron und Schalfeew. Es ist nicht zu leugnen, daß meine Darstellung einen vermittelnden Standpunkt einnimmt, da sie neben dem gemeinsamen Ursprung der beiden Organe eine unsern bisherigen Anschauungen mehr zusagende Ableitung vom mittleren Keimblatt wahrscheinlich macht.

Ich kehre nun zur Entwicklung der Niere bei *Arion* zurück. Auf dem Stadium der Fig. 4 sahen wir sie als ein längliches Bläschen mit kleinem Lumen, das weder gegen den Herzbeutel noch gegen den Ureter eine Öffnung besaß. Die Kommunikation der Niere mit dem primären Harnleiter ist auf dem nächsten Stadium, Fig. 5, erfolgt (*n.p*). Die Niere erscheint beträchtlich vergrößert, so daß sie dem Pericard an Volumen ungefähr gleichkommt; die Größenzunahme ist wesentlich durch das Wachstum der vorderen Partie hervorgerufen. Dabei wird die Renopericardialöffnung (*rpo*) mit nach vorn verschoben, während sie zuvor im centralen Teil der Ventralfläche lag. Der Nierenporus (*n.p*) hat seine Lage ungefähr beibehalten, so daß er jetzt weit vom Nephrostom getrennt ist. Der Primärureter liegt der Niere nicht nur rechtsseitig an, sondern auch etwas ventral, so daß der Nierenporus etwas an die ventrale Fläche gerückt ist. Der Renopericardialgang ist jetzt wirklich ein sehr kurzer verbindender Schlauch zwischen Niere und Herzbeutel.

Das Stadium Fig. 7 zeigt im großen und ganzen wenig Veränderung gegen früher. Die Niere hat sich noch etwas mehr nach vorn ausgedehnt, ihre Spitze liegt mit der des Pericards im selben Querschnitt. Wir erkennen darin den Wachstumsprozeß, in dessen Folge sich die Niere allmählich vor dem Herzbeutel herum auf dessen linke Seite ausdehnt. Dadurch wird auch der Renopericardialgang weiter nach vorn verlegt. Er befindet sich jetzt dicht hinter der vorderen Herzbeutelspitze (*rpo*), aber immer noch an dessen Ventralseite. Hiermit hat er ungefähr die Stelle erreicht, die er auch beim erwachsenen *Arion* einnimmt. Natürlich ist seine Ausbildung noch nicht vollendet. Er ist ein sehr kurzer Schlauch, dessen Wände einschichtiges Epithel besitzen. Wenn er auf Fig. 21 (*rpo*), verglichen mit der Niere (*re*), relativ groß erscheint, so darf man nicht vergessen, daß hier die Niere, wie Fig. 7 zeigt, an ihrem vorderen schmalen Ende getroffen ist. Fig. 22, die derselben Serie entstammt (vgl. Fig. 7, Linie *GH*), zeigt dagegen die im Vergleich bedeutende Größe der Niere, und doch ist sie auch hier noch nicht in ihrer größten Ausdehnung getroffen. Ich hebe dies besonders hervor, weil MEISENHEIMER, wie später ausgeführt wird, eine andre Meinung über die Entstehung des Renopericardialganges äußert. Die histologische Umbildung, die ich im einzelnen nicht verfolgt habe, hat noch nicht eingesetzt. Ich will jedoch darauf hinweisen, daß die Zellen des Nephrostoms auf Fig. 21 große Ähnlichkeit zeigen mit dem Nierenepithel. Daraus geht wohl hervor, daß man das Bildungsmaterial der Nierenspritze der Nierenanlage zuzählen darf.

Histologische Veränderungen, welche auf die spätere excretorische Funktion hindeuten, haben die Zellen der Niere weder jetzt noch auf den nächstfolgenden Stadien erfahren. Auch eine Faltenbildung der Niere macht sich noch nicht bemerkbar. Die cylindrischen Epithelzellen ordnen sich ebenso wie die des Primärureters streng radiär um das Lumen. Letzteres ist sehr weit, unter dem Einfluß der Konservierungsmittel sehr wechselnd; mitunter berühren sich die Nierenwände vollständig (Fig. 22).

Auf Fig. 8 hat die Partie der Niere, welche in den primären Harnleiter übergeht, eine ventral gerichtete Knickung erfahren. Auf Fig. 13 ist dies ersichtlich, nur daß hier nicht mehr die eigentliche Einmündungsstelle der Niere in den Primärureter vorliegt.

Der Primärureter erstreckt sich nach hinten über die Niere hinaus (Fig. 8). Sein vorderer Teil ist stark aufgetrieben und schiebt sich etwas an der rechten Seite der Niere hinauf, wodurch die ventrale Lage des Nierenporus (*n.p*) in eine seitliche verwandelt wird. Dieser Vorgang wird auf den nächsten Stadien immer deutlicher; schließlich rückt die vordere Partie des primären Harnleiters, der sog. Ureterkopf, und damit zugleich der Nierenporus dorsal auf die Niere herauf. Die Fig. 9 und 10 zeigen das, weil von der Seite gesehen, weniger gut, dagegen tritt es auf Fig. 11 scharf hervor.

Auf Fig. 9 beginnt die Niere das Pericard auch an seinem hinteren Ende zu umgreifen. Da sie sich dem Herzbeutel dicht anschmiegt, dieser aber eine abgeplattet kugelförmige Gestalt hat, so muß die Niere sich halbmondartig krümmen. Wir können also an ihr, genau wie früher an der Lungenhöhle, einen rechten und einen linken Schenkel unterscheiden. Schreitet dieser Umwachsungsprozeß weiter, so erhalten wir das Bild, welches uns Fig. 11 in dorsaler Ansicht bietet. Der rechte Nierenschenkel reicht weiter nach hinten als der linke und bedeckt die Dorsalseite des Pericards etwas. Zugleich greift er ebenso wie der linke unter den Herzbeutel. Auf dem ältesten von mir abgebildeten Stadium, Fig. 12, sind die beiden Nierenflügel links einander schon sehr nahe gerückt. Bei einem 48 Stunden älteren Embryo ist ihre Verbindung unter Auflösung der zusammenstoßenden Wände erfolgt. Die Verlötung findet, wie dies Fig. 12 zeigt, auf der linken Pericardseite, etwas unter dessen Niveau statt.

Die weitere Ausgestaltung des Nierenausführganges läßt sich an den Figuren leicht erkennen. Zudem wurde schon bei der Darstellung des sekundären Ureters auf diese Verhältnisse Rücksicht genommen. Die beiden Harnleiter wachsen rasch nach hinten aus, so daß sie an ihrer Übergangsstelle mit scharfer Knickung ineinander umbiegen. Der Primärureter legt sich innig der Niere an und umgreift sie in ihrem hinteren Teile etwas an ihrer Ventralseite, während der nach vorn ziehende Harnleiterschenkel sich teilweise unter den primären Ureter lagert, diesen halbmondförmig umfassend.

Innerlich tritt die Faltenbildung der Niere auf dem Stadium der Fig. 9 zuerst auf. Die wellenförmigen Falten beschränken sich zunächst auf einige wenige Stellen, besonders die rechtsseitige Wand. Während die Falten höher werden, bilden sich an andern, bisher faltenlosen Orten weitere, so daß man bei einem älteren Embryo alle Übergänge von wellenartigen Furchen bis zu echten Lamellen findet (vgl. Fig. 12, wo nur die Falten der rechten Seite eingezeichnet sind). Die höchste Ausbildung zeigt eine solche Falte, wenn sich ihre Wände innig zusammenlegen, so daß sie den Eindruck einer zweischichtigen Lamelle macht. In Wahrheit sind es eben zwei vereinigte Epithelfalten. Mitunter finden sich bei älteren Stadien zwischen den Blättern der Lamellen Mesenchymelemente. Schließlich ist der ganze Hohlraum der Niere von Falten durchsetzt, wodurch die secernierende Fläche eine enorme Vergrößerung erfährt.

Inzwischen ist auch eine histologische Differenzierung eingetreten. Die ursprünglich kubischen Epithelzellen der Niere und ihrer Falten runden sich etwas ab, so daß sie jetzt ovalen Drüsenzellen gleichen. Zugleich hat sich in jeder Zelle die bekannte Excretvacuole gebildet, welche den Kern an die Basis oder die Seitenwand der Zelle drängt.

Nicht viel später als in der Niere treten auch im Primärureter Faltenbildungen auf, nur daß sie hier nicht so hoch werden. Es handelt sich hier um mehr oder weniger tiefe Einbuchtungen der Ureterwand, die dem Querschnitt des primären Harnleiters ein krausenartiges Aussehen geben. Erst nach den Falten erscheinen die Calottenzellen, d. h. bewimperte, isoliert stehende Zellen, die sich etwas über das Niveau der Nachbarzellen erheben und auf das Epithel des Primärureters beschränkt sind. Fig. 24 zeigt eine Falte mit Calottenzellen. Das Präparat entstammt einem 30tägigen Embryo, bietet aber schon dasselbe Bild wie der erwachsene *Arion*.

Die Ontogenie des Excretionssystems bei *Arion* bietet große Ähnlichkeit mit dem andrer Stylommatophoren. Natürlich muß man absehen von den Besonderheiten, die durch die eigentümliche Form der Niere bei *Arion* bedingt sind. Im übrigen aber, besonders in der Bildung des Ausführganges und der histologischen Differenzierung, gliedert sich *Arion* eng an *Limax* und *Helix* an. Nur ein Punkt soll hier noch näher erörtert werden, nämlich die Bildung des Renopericardialganges. MEISENHEIMER (98) hat diese bei *Limax* als einen komplizierten Vorgang beschrieben, für den sich bei *Arion* keine Anhaltspunkte finden. Auf einer gewissen Ausbildungshöhe schiebt nach MEISENHEIMER das Nierenbläschen einen Zapfen gegen die Pericardwand hin, der an diese anstößt. Die Niere selbst besteht somit aus drei Ästen (S. 641): »Der eine nach der Schalendrüse zu gerichtete bildet die eigentliche Niere, der zweite nach dem Ausführgang hin bezeichnet die Stelle der späteren Vereinigung beider Teile, und schließlich der dritte, der sich einem von unregelmäßigen Zellen umschlossenen kleinen Spaltraume, dem äußersten Zipfel des Pericards, anlegt, den Pericardialnierengang.« Von diesen drei Ästen ist selbst zu einer Zeit, wo der Renopericardialgang durchgebrochen ist, bei *Arion* nichts zu erkennen. Der Renopericardialgang kann sich also nicht als ein besonderer Ast der Niere anlegen. Erst viel später kann man, wenn man will, den Teil der Niere, der, wie Fig. 13 zeigt, sich zum Primärureter herunterneigt, trotz seiner relativen Kleinheit als einen besonderen Ast auffassen. Vorher aber bildet die Niere ein, wenn auch nicht ganz regelmäßiges Bläschen, das keine Sonderung in verschiedene Regionen aufweist. Wenn MEISENHEIMER sich auf die Untersuchungen v. ERLANGERS an *Bythinia* beruft, so muß ich dem entgegenhalten, daß dieser die erste Anlage des Nephrostoms überhaupt nicht gesehen hat. v. ERLANGER (92) sagt selbst (S. 398): »Bis zum Stadium *H* ist es mir nicht gelungen, eine Kommunikation des Nierenlumens mit dem Herzbeutel oder mit der Niere[1] nachzuweisen. Beide sind aber auf Stadium *K* am Totalpräparat zu erkennen.« Auf diesem Präparat *K* ist die Nierenspitze vollständig ausgebildet, und alles, was MEISENHEIMER zur Stütze seiner Ansicht verwenden kann, ist die Tatsache, daß bei *Bythinia* die pericardiale Mündung des Nephrostoms auf einem dem Herzbeutel zugewandten Nierenvorsprung liegt.

VI. Entwicklung des Pericards und Herzens.

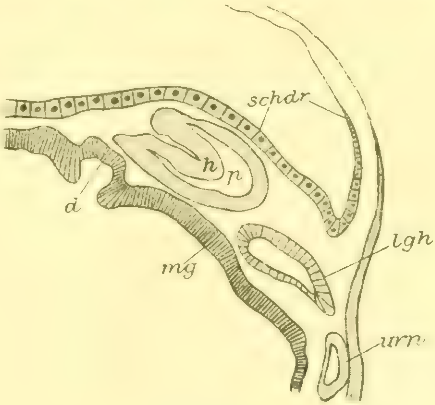
Das Pericard muß, wie wir schon früher sahen, ebenso wie die Niere aus jener Zellmasse abgeleitet werden, deren mesodermale Herkunft wahrscheinlich ist. Die Differenzierung des Herzbeutels aus dieser gemeinsamen Grundmasse heraus beginnt etwas später als die der Niere. Zunächst ordnen sich die vorderen Zellen zu einer etwas kompakteren Masse, und das zu einer Zeit, wo im hinteren Teil der Anlage schon die epitheliale Anordnung der Nierenzellen einsetzt. Die Pericardialanlage grenzt sich bald schärfer ab und bleibt schließlich nur noch durch den soliden Strang des Renopericardialganges mit der Niere in Verbindung. Wenig später tritt in der soliden Anlage des Herzbeutels ein kleines Lumen auf, die Pericardialhöhle (Fig. 18 *p*). Inzwischen hat sich die ganze Anlage etwas dorsal verschoben, in den Winkel zwischen Schalendrüse (*inn.w*) und Magen (*mgw*) hinein. Auf diesem Querschnitt zeigt das Pericard ebenso wie sein Lumen nur geringe Größe. Wie aus der zugehörigen Rekonstruktion Fig. 4 hervorgeht, erstreckt sich der Herzbeutel aber weit nach vorn bis an die Lungenhöhle und erlangt hier einen beträchtlich größeren Querdurchmesser, so daß er der rechten Magenwand eng anliegt. Schon bei der Nierenentwicklung wurde die weitere Lageveränderung des Pericards in Betracht gezogen. Außerdem geben die besprochenen Rekonstruktionen hierüber genügend Aufschluß. Ich will nur hervorheben, daß auf den 23- bzw. 28tägigen Stadien der Fig. 11 und 12 das Pericard im wesentlichen schon die Form zeigt wie bei dem erwachsenen Tier, nämlich die einer halb in die Nierenmasse eingebetteten, dorsoventral abgeflachten Kugel von nicht ganz regelmäßiger Gestalt.

---

[1] Soll heißen Ureter.

Es bliebe nun noch die Besprechung der Herzbildung übrig. Ich will hier bemerken, daß die vorliegende Untersuchung in erster Linie die genaue Topographie der entstehenden Pallialorgane erstrebte. Ihre Ableitung von den Keimblättern und histologische Differenzierungen kamen erst in zweiter Linie in Betracht. Selbstverständlich wurden auch die hierauf bezüglichen Beobachtungen mit derselben Sorgfalt ausgeführt. Ich bemerke dies auch nur, um die Lückenhaftigkeit der auf die folgenden Ausführungen entfallenden Abbildungen zu motivieren.

Das Pericard ist auf der durch Fig. 4 repräsentierten Ausbildungshöhe ein Sack mit verhältnismäßig engem Lumen und verschieden dicker Wand, deren Zellen keine regelmäßige Anordnung bieten; sie liegen in zwei-, drei- und vierfacher Schicht unregelmäßig übereinander. Auch auf dem 24 Stunden älteren Stadium zeigt die Pericardwand noch dasselbe Bild. In dieser Zeit tritt der Herzschlauch in Form einer Einwachsung an der inneren, dorsalen Herzbeutelwand auf. Ich konnte über diesen Bildungsmodus nicht ganz ins klare kommen. Alle Anzeichen sprechen aber dafür, daß es sich um eine Einstülpung der Pericardwand handelt. Nur so läßt sich die relative Größe der jungen Herzanlage begreifen, nur so wird auch die gleichzeitig auftretende Verbindung des Herzlumens mit dem zwischen Schalendrüse und Magen gelegenen, oberen Lymphraum verständlich (Textfig. 6). Auf diesem Stadium bildet also das Herz einen von der inneren, dorsalen Wand des Pericards herabhängenden Körper, in den sich der oberhalb des Herzbeutels gelegene Lymphraum als ein feiner Spalt herein erstreckt. Der Herzschlauch wächst bald mächtig heran und füllt die Pericardialhöhle nahezu aus. Bald jedoch beginnt das Pericard unter Verdünnung seiner Wand sich zu vergrößern, vielleicht unter dem Einfluß einer von ihm abgeschiedenen Flüssigkeit. Durch diese Volumzunahme des



Textfig. 6.

Schematische Darstellung der Herzentwicklung. *d*, Darm; *h*, Herzschlauch; *lgh*, Lungenhöhle; *mg*, Magen; *p*, Pericard; *schdr*, Schalendrüse; *urn*, Urniere.

Pericards hebt sich seine Wand von der Herzanlage ab, mit Ausnahme der Stelle, die dem ursprünglichen Bildungsherd diametral gegenüber liegt. Es ist klar, daß wir hier die Anheftungsstelle des späteren Ventrikels vor uns haben. Die Fig. 21 und 22, die von vorn nach hinten in derselben Serie aufeinander folgen, aber schon etwas ältere Verhältnisse zeigen, mögen das Gesagte näher erläutern. Fig. 21 zeigt die vordere Spitze des Pericards im Querschnitt (*p*). Seine Wand erscheint hier nicht einschichtig, da sie schräg getroffen ist. Das durch den Renopericardialgang (*rpo*) in die Niere mündende Pericardlumen zeigt noch nichts vom Herzen. Letzteres treffen wir dagegen auf Fig. 22. Es erstreckt sich als eine kompakte, etwa dreieckige Zellmasse schief durch den Herzbeutel, an zwei einander gegenüberliegenden Stellen dessen Wand berührend. Durch die Verschiebung, welche das Pericard inzwischen von der von unten und außen herandrängenden Niere erfahren hat, hat der Herzbeutel eine Drehung erlitten, so daß auch die beiden Stellen, an welchen das Herz in die Pericardialwand übergeht, verschoben wurden. Das Epithel des Herzbeutels ist hier einschichtig, aus stark abgeflachten Zellen zusammengesetzt. Der eigentliche Herzschlauch besitzt ein auf Fig. 22 nicht mehr sichtbares, enges und etwas zackig erscheinendes Lumen, das aus der Erweiterung des früher erwähnten Spaltes hervorging. Dieses Lumen setzt sich aber schon auf diesem Stadium an beiden Enden in außerhalb des Pericards gelegene Lymphräume fort, so daß der Herzschlauch nunmehr vollkommen in die Blutbahn eingeschaltet ist. Die bald darauf beginnende Differenzierung des Herzens in Atrium und Ventrikel habe ich nicht näher verfolgt. Die Entwicklung scheint ähnlich wie bei *Limax* zu verlaufen, insbesondere läßt sich an der hinteren Region des Herzschlauches bald eine Umformung des Zellmaterials in Endothel und Muskelzellen wahrnehmen, während die Wand der vorderen Region, des Vorhofes, sich mehr und mehr verdünnt.

Hinsichtlich der Herkunft des Pericards zeigt sich eine größere Übereinstimmung als für die Niere, insofern die meisten Beobachter es aus dem mesodermalen Blatt hervorgehen lassen, abgesehen natürlich von denjenigen, die für beide Pallialorgane eine gemeinsame ectodermale Entstehung behaupten. Die Bildung des Pericards und des Herzschlauches im besonderen wird dagegen sehr verschieden beurteilt.

Das größte Interesse verdient auch hier wieder MEISENHEIMERS Ansicht (98). Nach ihm entsteht das Herz in der Weise, daß sich aus der gemeinsamen, ectodermalen Zellmasse zunächst die Herzanlage herauslöst. Aus dieser geht dann durch Abspaltung der äußeren Zellschicht das Pericard hervor. Meisenheimer erachtet also, in vollem Gegensatz zu mir, das eigentliche Herz als das Primäre und muß deshalb die Deutung des Pericards als eines Cölomrestes ablehnen. So verfänglich es nun ist, derartig sicher vorgetragenen Resultaten zu widersprechen, so muß ich es doch mit aller Entschiedenheit tun, und zwar aus einem zwingenden Grunde. Auch ich besitze solche Präparate, die den Meisenheimerschen Abbildungen recht ähnlich sehen, und die sehr wohl den von ihm behaupteten Abspaltungsprozeß vortäuschen können. Der Unterschied liegt nur darin, daß dieses Bild bei den von mir untersuchten Embryonen erst dann auftritt, wenn Pericard und Herzschlauch schon gebildet sind. Auf Querschnitten, die derselben Serie entstammen wie die Fig. 21 und 22, und auf etwas jüngeren Stadien beobachtete ich häufig Zellbrücken zwischen dem Herzschlauch und dem Pericard, mitunter zehn und mehr, die das Pericardlumen durchziehen. Diese Zellbrücken erheben sich von der Oberfläche des Herzens und legen sich so innig an die Herzbeutelwand, daß sie mit dieser zu verschmelzen scheinen. Wie diese eigentümlichen Bildungen zu erklären sind, läßt sich vorläufig nicht entscheiden. Aber es ist sehr wahrscheinlich, daß diese sekundär auftretenden Zellbrücken, von denen, wie ich nochmals betone, die ersten Entwicklungsstufen frei sind, Meisenheimer getäuscht haben. Möglicherweise erscheinen sie bei *Limax* noch etwas früher, so daß sie ihn zu seiner entgegengesetzten Darstellung verleiten konnten. Es scheint mir nicht zweifelhaft, daß Meisenheimer die sekundäre Abhebung des Pericards für dessen ursprüngliche Entstehung gehalten hat.

Meisenheimer sucht für seine Behauptungen einige schwache Stützen in dem Hinweis auf frühere Beobachter. Eine solche glaubt er bei van Beneden und Windischman (41) gefunden zu haben. In der Tat beschreiben diese beiden Forscher für *Limax* einen ähnlichen Bildungsprozeß des Pericards und Herzens; da sie aber das Pericard erst nach der Differenzierung des Herzschlauches in Atrium und Ventrikel auftreten lassen, so können sie nach Meisenheimers Angaben nicht die erste Anlage beobachtet haben. Weiter glaubt Meisenheimer auch bei Joyeux-Laffuie (82) Übereinstimmung zu finden. Dieser gibt jedoch die Herzentwicklung von *Onchidium celticum* so unklar, daß ich nicht wage, sie weder für noch gegen Meisenheimer auszulegen. Schließlich gibt noch Fol (80) für die Basommatophoren und Pteropoden (75) das Herz als das Primäre an; das Pericard bilde sich aber hier nicht durch eine Abspaltung, sondern durch eine Umhüllung der Herzanlage mit Mesodermzellen.

Alle übrigen Autoren dagegen, und das ist die große Mehrzahl, vertreten mehr oder weniger genau die von mir gegebene Darstellung. Ich möchte hier den Autor vorwegnehmen, dessen Anschauung sich am schwersten mit der meinigen vereinigen läßt. POETZSCH (04) hat die Pericard-Herzentwicklung bei *Planorbis* als einen sehr komplizierten Vorgang beschrieben. Nach ihm entsteht das Herz folgendermaßen. In dem der Niere aufsitzenden Zellmaterial treten zwei in derselben Längsrichtung liegende Rinnen auf, die Anlagen von Kammer und Vorhof. In der Wand, welche die eine dieser Rinnen begrenzt, erscheint ein Bläschen, das Pericard. Indem sich dieses erweitert, umhüllt es allmählich die beiden, inzwischen tiefer eingesenkten Rinnen, deren seitliche Ränder, von der Mitte her beginnend, verwachsen und so den Herzschlauch aus sich hervorgehen lassen. POETZSCH glaubt, daß dieser komplizierte Prozeß zwischen den extremen Ansichten — v. ERLANGER für *Paludina* und MEISENHEIMER für *Limax* — eine Vermittlung bilde.

Bei den übrigen Autoren ist der von mir angegebene Bildungsmodus in den Hauptzügen wieder zu erkennen. Nach BÜTSCHLI (77) und v. ERLANGER (91) bildet sich das Herz von *Paludina* als eine Einstülpung des Pericards, die durch eine Einschnürung in Atrium und Ventrikel zerlegt wird. Ich habe schon früher erwähnt, daß v. ERLANGER (91, 92) das Pericard sowohl bei *Paludina* als auch bei *Bythinia* als mesodermale Bildung deutet, daß aber OTTO und TÖNNIGES (06) diese Auffassung für *Paludina* bestritten haben. Dagegen hatte schon vorher SALENSKY (72) die Abkunft des Herzens aus der mesodermalen Pericardwand bei *Bythinia* und *Calyptraea* erkannt. Und schließlich sieht auch SCHALFEEW (88) in dem mesodermalen Herzbeutel das primäre Organ.

Das Mitgeteilte ergibt, daß MEISENHEIMERS Angaben mit denen vieler Autoren in Widerspruch stehen. Volle Richtigkeit hat es nach meinen Beobachtungen nur, wenn er den beiden Pallialorganen eine gemeinsame Abstammung zuerkennt. Seine zweite Behauptung, daß diese Anlage ectodermal sei, wurde nur von OTTO und TÖNNIGES zu stützen versucht. Die dritte Behauptung, der zufolge das Pericard ein Derivat des Herzschlauches sei, findet in den Beobachtungen einiger weniger Autoren Anklänge, aber nicht mehr. Daß der Bildungsmodus bei *Arion* ein andrer ist, wird meine Darstellung hoffentlich ergeben.

VII. Entwicklung des Genitalganges.

Ein letztes Organ, das wenigstens vorübergehend mit der Mantelhöhle in Beziehung steht, ist der Genitalgang. Ich will deshalb auf seine Entstehung kurz eingehen. Da seine definitive Ausbildung und

Verbindung mit der Zwitterdrüse in die postembryonale Periode fällt, solch junge Tiere aber von mir nicht untersucht wurden, so kann ich für seine Identifizierung nur negative Merkmale zu Rate ziehen. Ein solches ist zunächst seine asymmetrische, rechtsseitige Ausbildung. Weiter habe ich die Spaltung seines proximalen Teiles in zwei Kanäle beobachtet, und schließlich kann es sich, nachdem die übrigen Organe als solche festgestellt sind, um nichts andres mehr handeln. Aber schon die Vereinigung der beiden ersten Merkmale spricht zweifellos dafür, daß das fragliche Organ als der Genitalgang zu deuten ist, und eine Verwechslung mit der allein in Betracht kommenden, aber symmetrischen Anlage des Nervensystems ausgeschlossen werden muß.

Wir sahen den Leiter der Geschlechtsprodukte als eine kleine, zipfelförmige und nach der Dorsalseite gerichtete Einstülpung des hinteren Endes der Mantelhöhle zuerst auf Fig. 4 (*gtg*). Seine Anlage beginnt also ziemlich früh. Auf Fig. 5 ist er etwas länger geworden und erstreckt sich nun hinter den herabgeknickten Schenkel des Enddarmes. Durch die Vertiefung der Mantelhöhle wird auch der Genitalgang tiefer nach innen verlagert (Fig. 7 u. 8). Allmählich rückt seine Mündung an dem Hinterrand der Mantelhöhle mehr und mehr ventral herab, so daß sie sich auf Fig. 9 und 10 ziemlich dicht vor dem After befindet. Der Gang selbst liegt links vom Enddarm. Auf dem Stadium der Fig. 10 ist der Genitalleiter ein langer, dünner Schlauch, der nach hinten schief emporsteigt und dessen hinterer Teil sich in zwei Kanäle spaltet, deren späteres Schicksal ich nicht weiter verfolgte.

VIII. Theoretische Erörterungen.

Wenn wir versuchen, die gewonnenen Resultate theoretisch zu verwerten, so kann es sich bei den Widersprüchen betreffs der Nieren-Pericardentwicklung vorerst nur um den morphologischen Wert der Lungenhöhle und ihre Deutung handeln, da hier eher eine gewisse Einheit der Auffassung zu erzielen sein wird. Denn wenn auch über die stammesverwandtschaftlichen Beziehungen der Gastropoden eine Fülle von Anschauungen geäußert worden sind, so wird der morphologische Wert des Atemorgans der Pulmonaten nach Ablehnung der v. Iheringschen Nephropneustentheorie und nach unsern heutigen Kenntnissen nur eine zweifache Auslegung gestatten. Entweder man setzt die Lungenhöhle der Pulmonaten gleich der Kiemenhöhle ihrer wasserlebenden Vorfahren, oder man betrachtet erstere als eine im Zusammenhang mit dem Landleben erworbene Neubildung.

Bei der Lösung dieser Frage, in der die vergleichend-anatomische Untersuchung mehrfach unüberbrückbare Lücken aufweist, muß man der ontogenetischen Betrachtung ein entscheidendes Übergewicht zuerkennen. Deshalb mag es gerechtfertigt sein, wenn wir versuchen, die mitgeteilten Beobachtungen über die Genese der Lungenhöhle von *Arion* für die eine oder die andre der beiden Theorien über die morphologische Bedeutung der Pulmonatenlunge heranzuziehen. Zunächst aber wird es nötig sein, die bekanntesten hypothetischen Meinungen über den Aufbau des Gastropodenstammes kurz zu erläutern.

Schon bei der Abgrenzung der »Pulmonata« zeigen sich Schwierigkeiten. Das Merkmal der Lungenatmung reicht zur Charakterisierung dieser Ordnung nicht aus, sonst müßte man typische Prosobranchier, wie *Cyclostoma*, ihr zuzählen. Aber auch das zweite Merkmal, die Prosopneumonie, versagt, da typische Pulmonaten opisthopneumon sind, wie die Testacellen und Oncidiiden, gleichgültig, ob man darin nun ein ursprüngliches oder sekundär erworbenes Verhalten sehen will. Die Charakteristica Lungenatmung und Prosopneumonie sind also, jedes für sich allein genommen, nicht geeignet, eine Gruppe »Pulmonata« zu rechtfertigen, wenn man nur physiologische und anatomische Verhältnisse die Entscheidung treffen läßt.

Noch größere Schwierigkeiten ergeben sich bei der Gegenüberstellung der Pulmonaten mit den Opisthobranchiern, wie das Beispiel der *Siphonaria* lehrt. Diese marine Schnecke wurde von QUOY et GAIMARD (34) in engem Anschluß an CUVIER zu den Lungenschnecken gerechnet, obwohl die beiden Forscher die Existenz einer »assez grande branchie transversale« (T. II, p. 325) feststellen konnten. Auch PELSENEER (94) deutet sie wegen des an der Mantelhöhlendecke ausgebreiteten Gefäßnetzes als echte Pulmonate. PLATE (94) schreibt von *Siphonaria concinna* Sow. (S. 223): »Das Atemloch wird vom lebenden Tier unter Wasser wie an der Luft offen gehalten. — Hält man sie in einem Gefäße mit Seewasser, so kriechen sie stets ans Trockene und bleiben auch bei vollständigem Wassermangel etwa eine Woche am Leben. Die Kieme bedarf also nur einer periodischen Anfeuchtung.« Diese Experimente, die PLATE zugunsten einer gut funktionierenden Lunge auslegen möchte, beweisen ebensogut das Gegenteil. Denn es ist eine bekannte Erscheinung, daß echte Kiemenschnecken wochenlange Reisen in feuchtem Moos ohne Schaden ertragen. In einer neueren Untersuchung hat nun KÖHLER (94) nachgewiesen, daß bei *Siphonaria* ein Teil des früher als Lunge gedeuteten Organs als Niere zu betrachten ist. Dadurch wird die Lunge gegen die frühere

Auffassung bedeutend eingeschränkt; außerdem weist sie nicht ganz die für die Pulmonaten typische Bildung auf. Köhler kommt daher zu dem Schluß, daß die Kieme von *Siphonaria* ein echtes Ctenidium und keine Neubildung sei, was schon aus der Anwesenheit eines wohlausgebildeten Osphradiums hervorgehe. »Dadurch scheint der Beweis erbracht, daß *Siphonaria* ein Opisthobranchier und kein Pulmonat ist« (S. 79). Für andre, niedrig stehende Pulmonaten, bei welchen sich Kiemen in der Lungenhöhle finden sollen — *Amphibola*, *Chilina* —, sind derartige Bedenken bisher nicht geltend gemacht worden. Vielleicht werden neuere Untersuchungen auch hier eine nähere Verwandtschaft mit den Tectibranchiern aufdecken.

Auch hinsichtlich einer zweiten aberranten Pulmonatenfamilie, nämlich der Oncidiiden, haben die Ansichten lange geschwankt, weil man vor allem im Zweifel war, ob man die respiratorische Fläche ihres Mantelhöhlendaches als echte Lunge betrachten solle oder als der Niere zugehörig. De Blainville rechnete sie den Nudibranchiern zu, mit denen sie infolge ihrer Rückenpapillen große Ähnlichkeit haben. Zuletzt hat noch Brock (83) diese Auffassung gegen Joyeux-Laffuie zu stützen gesucht, indem er die Niere in einem an die Luftatmung sich anpassenden Funktionswechsel begriffen sah, »welcher, auch wenn man das Organ als werdende Lunge betrachtet, jedenfalls mit der analogen Anpassungserscheinung bei den Pulmonaten morphologisch nichts zu tun hat«. Eine ähnliche Meinung vertritt Haller (94); er faßt die Lungenhöhle als eine echte, und zwar paarige Niere auf und glaubt, »daß die Oncidien sich sehr zeitig von den Opisthobranchiern, doch unabhängig von den möglicherweise zur selben Zeit sich von dort abgezweigten Pulmonaten, trennten und nachher sehr eigenartig entwickelten. Die Auffassung, nach welcher die Onchidien Übergangsformen von den Opisthobranchiern zu den Pulmonaten vorstellen würden, entbehrt meiner Ansicht nach jeder Begründung« (S. 309). Obwohl auch Joyeux-Laffuie (82) wie Brock das respiratorische Organ der Oncidiiden als Niere auffaßte, stellte er sie doch lediglich aus physiologischen Gründen zu den echten Pulmonaten. Plate (94) hat nun in überzeugender Weise dargelegt, daß den Oncidiiden neben einer Niere eine echte Lunge zukommt, und daß sie eine dem ursprünglichen Ausgangspunkte der Pulmonaten sehr nahestehende Seitenlinie sind. Volle Übereinstimmung in den anatomischen Befunden mit Plate zeigen auch die Untersuchungen von v. Wissel (98) und Stantschinsky (07). Danach kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die Lunge der

Oncidiiden keineswegs eine besondere morphologische Wertung erfordert; und daß diese, wenn auch aberrante Familie den Pulmonaten einzureihen ist.

Alle diese die systematische Stellung der Oncidiiden betreffenden Untersuchungen verwerten vergleichend-anatomische Merkmale. Die ontogenetischen Beobachtungen sind äußerst spärlich. Es existiert allerdings eine ausführliche Darstellung der Entwicklung von *Onchidium celticum* Cuv. von JOYEUX-LAFFUIE (82). Aber einmal weicht diese Art beträchtlich von den übrigen ab, anderseits war der Verfasser, wie wir sahen, in dem Irrtum befangen, die Lunge als einen Teil der Niere in Anspruch zu nehmen.

Man teilt die Pulmonaten je nach der Anzahl der Fühler, Stellung der Augen und Ausbildung der Genitalleiter in Stylommatophoren und Basommatopheren. Es hat nicht an Versuchen gefehlt, diese beiden Untergruppen durch weitergehende morphologische Unterschiede schärfer und tiefer zu sondern, oder selbst eine diphyletische Abstammung für sie zu konstruieren. Nachdem aber die v. IHERINGsche Nephropneustentheorie endgültig ihrer Stützpunkte beraubt ist, wird allgemein ein einheitlicher Ursprung der Pulmonaten angenommen. Ebenso allgemein sucht man den Ausgangspunkt dieser Ordnung in der Nähe der tectibranchiaten Opisthobranchier. Es wurde schon früher hervorgehoben, daß BROCK und HALLER die Vermittlung durch onchidienartige Formen ablehnen. PLATE dagegen sieht gerade in onchidiidenähnlichen Gastropoden die Urform der Basommatophoren; aus den letzteren entwickelten sich durch Übergang auf das trockene Land die Stylommatophoren. Ich glaube, daß SIMROTH (94) recht hat, wenn er einwendet, daß die recenten Onchidien nicht den Übergang von der aquatilen zur terrestrischen Lebensweise zeigen, sondern eher den umgekehrten Vorgang, Rückwanderung ins Meer. Ebenso muß man wohl mit SIMROTH die Basommatophoren von Landtieren ableiten, die in das Wasser zurückgekehrt sind und dort allerlei sekundäre hautkiemenartige Bildungen erwerben konnten. Denn es ist zweifellos schwieriger zu verstehen, wie Gastropoden, die nach PLATES Ansicht (94, S. 220) das Wasser nie dauernd verlassen haben sollen, eine Lunge erwerben können, als umgekehrt, daß Lungenschnecken bei der Rückkehr ins Wasser die Lunge mehr oder weniger rückbilden und durch geeignetere Atemorgane — Haut- und Rückenkiemen — ersetzen konnten. Das berücksichtigt auch R. BERGH (85), wenn er in den Oncidiiden Pulmonaten erkennt, die sich einer amphibischen oder marinen Lebensweise anpaßten. In gleicher Weise stellt SEMPER (77) die Onchidien an den Endpunkt der phyletischen Reihe der Pulmonaten. Diese ganze Schwierigkeit umgeht PELSENEER (94), indem er die Anfangsglieder der Pulmonaten in der Nähe der niedrig organisierten Lungenschnecken — *Auricula*, *Amphibola* und *Chilina* — sucht, und zwar leiten nach ihm die beiden letzteren zu den Basommatophoren über, während die Stylommatophoren direkt von den Auriculiden abstammen.

Im einzelnen lassen sich für die hier vorgebrachten Theorien die mannigfachsten Gründe anführen. Da uns aber nur die Pallialorgane, vor allem die Lungenhöhle und ihr morphologischer Wert, interessieren, so brauchen wir auch nur deren Bedeutung in der phylogenetischen Reihe zu betrachten. Diese läßt sich aber auf Grund der erörterten Theorien in wenig Worten zusammenfassen. Die Lungenhöhle der echten Pulmonaten wäre hiernach morphologisch gleichwertig der Kiemenhöhle der Opisthobranchier und Prosobranchier.

Lassen sich nun die früher mitgeteilten Befunde über die Entwicklung der Lungenhöhle bei *Arion* mit dieser Theorie in Einklang bringen? Wir hatten gefunden, daß die erste Anlage der Lungenhöhle erschien, als noch keine Andeutung der Mantelfalte vorhanden war. Die gleiche Erfahrung machten FOL und MEISENHEIMER bei zwei andern Stylommatophoren, *Helix* und *Limax*. Ohne die Entwicklung eines Opisthobranchiers näher zu kennen, muß man jetzt schon sagen, daß die wenig vertiefte Mantelhöhle, die bei diesen die Kieme enthält, sich schwerlich in engere Beziehung mit der weiten, tief eingesenkten Lungenhöhle der Pulmonaten bringen läßt. Sehen wir uns die Ontogenie der Opisthobranchier an, und, da hier in bezug auf das Respirationsorgan nur FOLS (75) Untersuchungen über die Hyaleiden vorliegen, ziehen wir den Kreis gleich etwas weiter und schließen die Prosobranchier in die Betrachtung mit ein. Alle Beobachtungen lassen hier ein andres Bildungsprinzip der Kiemenhöhle erkennen. Sie entsteht, soweit die Autoren eine solche überhaupt von einer Mantelhöhle trennen, als eine Vertiefung der Mantelrinne. Die ausgebildete Kiemenhöhle ist dann weiter nichts als eine stärkere Einsenkung der Mantelrinne mit weit klaffender Mündung und ohne die Ausbildung eines Atemloches. Es zeigt sich also, daß die Ausdrücke Kiemen- und Mantelhöhle völlig dasselbe besagen, nur daß der erstere Bezug nimmt auf die Funktion, der zweite auf Lage und Entstehung. Bei der Entwicklung der Stylommatophoren war das ganz anders.

Hier mußte streng unterschieden werden zwischen der primären Lungenhöhle und der sekundären Mantelhöhle. Daraus geht hervor, daß die Lunge der Stylommatophoren zum mindesten eine besondere Organbildung ist, die nicht als ein Teil der allgemeinen Mantel- oder Kiemenhöhle aufgefaßt werden kann, sondern nur in diese mündet wie Ureter und Genitalgang. Nun erkennen wir auch die eigentliche Kiemenhöhle der Prosobranchier wieder in jener tiefer eingesenkten, rechtsseitigen Partie der Mantelrinne, die bei *Arion* eine Zeitlang die Mündung der Lunge aufnimmt. Lungen- und Mantelhöhle sind also als streng gesonderte Begriffe zu betrachten, von denen nur die letztere der Kiemen- bzw. Mantelhöhle der Tectibranchier und Prosobranchier gleichzusetzen ist. Will man einen indifferenten Ausdruck für beide Bildungen, so mag man sie im Anschluß an ihre Funktion, wie das auch in dieser Arbeit geschieht, als Atemhöhle bezeichnen, darf aber nicht übersehen, daß sie keineswegs von gleichem morphologischen Wert sind. Die von allen Lehrbüchern, soweit ich sie kenne, vertretene Auffassung, nach der die Lunge eine differenzierter Teil der allgemeinen Mantelhöhle sei, in dem deren Ränder mit dem Körperintegument bis auf ein kleines Atemloch verwachsen, ist also mindestens für die Stylommatophoren nicht zutreffend.

Anders scheint die Sache bei den Basommatophoren zu liegen. Zwar hat auch hier Fol (80) für die Lungenhöhle eine ähnliche Bildungsweise angegeben; ihm stehen aber Ray Lankester (74), Rabl (75) und Wolfson (80) gegenüber, die sich gleichlautend dahin aussprechen, daß die Lungenhöhle ein direktes Derivat der Mantelhöhle sei. Weiter haben die beiden letztgenannten Forscher gerade jenen Prozeß der Verwachsung der Mantelfalte mit dem Körperintegument für *Planorbis* und *Lymnaea*, freilich in wenig eingehender Weise, beschrieben. Sollten diese Angaben sich tatsächlich bewahrheiten — Ray Lankester erwähnt nichts von diesem Vorgang —, so würden die Basommatophoren sich den Tectibranchiern und Prosobranchiern bedeutend mehr annähern als die Stylommatophoren, ja die Lungenhöhle der Basommatophoren könnte nicht homolog derjenigen der Stylommatophoren sein. Es wäre aber verfrüht, auf Grund dieser wenig sicheren Beobachtungen, denen noch dazu Fols Meinung entgegensteht, für die Pulmonaten einen doppelten Ursprung ihres Respirationsorgans behaupten zu wollen.

Eine Stütze würde eine solche Behauptung allerdings noch in dem Hinweis auf das Osphradium finden, das bei allen Basommatophoren, abgesehen von den Oncidiiden aufgefunden wurde und das dem der Tectibranchier und Prosobranchier homolog gesetzt wird. Da sich das Osphradium bei den Basommatophoren in der Lungenhöhle befindet, so wäre scheinbar der Beweis erbracht, daß diese der Kiemenhöhle identisch ist. Aber nur scheinbar. Man wird sich erinnern, daß bei den Stylommatophoren Enddarm und Ureter auch am Rande der Lungenhöhle, nach der gewöhnlichen Meinung sogar in diese münden. Und doch haben beide Öffnungen, wie die Entwicklung bei *Arion* gezeigt hat, nicht das geringste mit der eigentlichen Lungenhöhle zu tun. Erst durch die Ausbildung des Pneumostoms werden sie an dessen inneren eingewulsteten Rand, scheinbar in die Lungenhöhle einbezogen. Auch das Osphradium der Basommatophoren liegt nun am inneren Wulstrand des Spiraculums. Ist FOLS Darstellung der Lungenentwicklung bei den Wasserpulmonaten richtig, so muß auch deren Osphradium als der Mantelhöhle zugehörig betrachtet werden. Bei den Stylommatophoren ist die Existenz eines Geruchsorgans bisher nicht nachgewiesen worden, ein Beweis mehr für die Ungleichheit von Lunge und Kiemenhöhle. Eine scheinbare Ausnahme macht *Testacella*, bei der PLATE (91) im hintersten Winkel der Lungenhöhle ein als Geruchsorgan gedeutetes Sinnesepithel nachweisen konnte. Aber PLATE selbst gibt zu, daß dieses Geruchsorgan in Struktur und Innervierung und wie ich hinzufüge auch der Lage nach nicht ohne weiteres mit dem Osphradium der übrigen Gastropoden zu identifizieren ist. Ich will hier bemerken, daß auch SIMROTH (98) glaubt, bei einem Stylommatophoren ein Geruchsorgan entdeckt zu haben. Als solches deutet er bei *Parmacella* eine Sinnesleiste unter der Mantelfalte, d. h. unter dem vorderen Rand des Schildes in der Mantelrinne. Eine Andeutung einer solchen Sinnesleiste will er auch bei andern Landpulmonaten gefunden haben. Dieser Auffassung wurde von andrer Seite widersprochen. Mir scheint es, daß wenigstens seine Lage die SIMROTHsche Erklärung annehmbar macht.

Ebensowenig als die Existenz des Osphradiums dürfte das Vorhandensein von Kiemenbildungen in der Basommatophorenlunge deren Homologie mit der Kiemenhöhle der Prosobranchier beweisen. Wo solche Kiemen aufgefunden wurden, handelt es sich wohl zweifellos um sekundäre accessorische Bildungen, die nicht identisch sind mit der Opisthobranchierkieme, wie das auch PELSENEER (94) für *Pulmobranchia* nachzuweisen sucht. Hier liegt die Kieme allerdings außerhalb der Lunge und erinnert sehr stark an das Ctenidium. Trotzdem hält sie PELSENEER nicht für ein solches, da sie entsprechend seiner

Meinung, die die Atemhöhle aller Gastropoden für homolog erklärt, eben in der Lunge liegen müßte. Nach unsrer Auffassung dürfen wir sehr wohl darin ein Ctenidium sehen, weil es bei *Pulmobranchia* links vom After liegend dem Bereich der Mantelhöhle angehört, was allerdings aus PELSENEERS Beschreibung nicht klar hervorgeht. Wo dagegen kiemenartige Anhänge in der wirklichen Lungenhöhle auftreten, handelt es sich, wie SIMROTH (76) für *Planorbis* dartut, aller Wahrscheinlichkeit nach um Neubildungen, die in Anpassung an das Wasserleben wieder erworben wurden, wie auch schon aus ihrer primitiven faltenartigen Form hervorgeht. Wie man sieht, würde die Aufstellung eines diphyletischen Ursprunges der Pulmonaten, der anfänglich nicht ganz von der Hand zu weisen war, keine große Wahrscheinlichkeit für sich haben.

Schließlich ist hier noch einer Arbeit zu gedenken, die mancherlei Anklänge an die hier entwickelten Ansichten bietet. Ich meine die aus SEMPERS Nachlaß von SIMROTH herausgegebene und erweiterte Untersuchung »Über die Niere der Pulmonaten« (94). Nachdem SIMROTH die Unhaltbarkeit der Nephropreustentheorie v. IHERINGS betont hat, sagt er (S. 86): »Entweder alle Pulmonatenlungen sind einander schlechthin homolog, oder sie sind eine ganze Reihe von Sonderbildungen, jedenfalls mehr als zwei. Bis zu einem gewissen Grade halte ich das letztere für richtig.« Zur Begründung seiner Ansicht, von der uns zunächst nur die Sonderstellung der Pulmonatenlunge gegenüber der Kiemenhöhle, nicht aber ihre Auflösung in eine Reihe von Neubildungen interessiert, argumentiert SIMROTH folgendermaßen (S. 87): »Welches Organ haben die Pulmonaten von ihren aquatilen Vorfahren mit Bestimmtheit ererbt? Die Niere oder den Atemraum? Jedenfalls die erstere, und zwar als eine einfache Urinkammer, die durch einen einfachen Nierenporus oder einen primären Harnleiter nach außen mündete — viel weniger sicher den zweiten. Und wenn man auch die Basommatophoren von Steganobranchien (Tectibranchier) ableiten will, wie es vermutlich geschehen muß, so sind mir doch keine darunter bekannt, deren Atemraum auch nur annähernd so weit eingesenkt wäre. Vielmehr pflegt die Kieme nach Zurückschlagen der Epipodien, von außen sichtbar, in einer flachen Einsenkung des Mantelrandes zu liegen. Von einer tiefen Kiemenhöhle, die durch ein enges verschließbares Loch ausmündete, existiert nichts, nicht einmal eine so vertiefte, aber weit klaffende Mantelhöhle, wie sie viele Prosobranchier haben, deren breite Öffnung man sich wenigstens auch ohne tatsächliches Beispiel zum Pneumostom verengert denken könnte. Eine Neueinstülpung zur Vergrößerung der Atemfläche wird also auch bei den Basommatophoren eingetreten sein müssen. Wenn sie sich also darin aufs wesentlichste von den Neurobranchien alten Stils unterscheiden, dann halte ichs für das allerbequemste, bei sämtlichen Pulmonaten die Lunge als eine Neueinstülpung zu betrachten. So weit reicht die Homologie. Von da an aber kommen die Verschiedenheiten.« Nämlich jene Verschiedenheiten, die nach SIMROTH zu der Meinung berechtigen, in der Lungenhöhle der Pulmonaten eine ganze Reihe von Sonderbildungen zu sehen. Diese Verschiedenheiten sekundärer Natur sieht SIMROTH in Lage und Größe der Lunge und erklärt sie »teils durch wechselnde Disposition der Haut zur Bildung eines respiratorischen Maschenwerkes und der damit differierenden Tiefe des Lungensackes, teils und hauptsächlich von den Abweichungen in der Lagerung und Größe der Nachbarorgane« (S. 87). Es muß dahingestellt bleiben, ob so unwesentliche Punkte wie Größe und Lage der Lungenhöhle gestatten, für sie zahlreiche Sonderbildungen anzunehmen. Wie gesagt, kommt es uns zunächst nicht darauf an, festzustellen, ob tatsächlich der Lunge der Pulmonaten eine derartig wechselnde Bedeutung zuerkannt werden muß. Für unsre Auffassung genügt es, zu wissen, daß auch vergleichend-anatomisch die Atemhöhle der Tectibranchier schwerlich der Vorläufer der Pulmonatenlunge sein kann.

Die Frage nach der Herleitung der Pulmonaten wird natürlich durch die besondere morphologische Bedeutung der Lungenhöhle nicht beeinflußt. Nach wie vor wird man in tectibranchierähnlichen Formen die Vorfahren zu suchen haben, aus denen durch Schwund der Kieme und durch Neubildung einer Lungeneinstülpung die Pulmonaten hervorgingen. Wie aber die Widersprüche zu lösen sind, die sich bei Stylommatophoren und Basommatophoren betreffs der Lunge in ontogenetischer Hinsicht zeigten, das vermögen allein erneute Untersuchungen darzutun. Heute sind wir nicht einmal in der Lage, sicher zu entscheiden, ob diese Widersprüche wirklich zu beseitigen sind oder im Gegenteil eine Verschärfung erfahren werden.

Am Schlusse dieser Untersuchungen sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. O. BÜTSCHLI, sowohl für die Anregung zu dieser Arbeit, als auch für seine liebenswürdige Teilnahme und seinen steten Rat, dessen ich mich bei der Ausführung zu erfreuen hatte, meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. A. Schuberg für manchen wertvollen technischen Rat sowie den Hinweis auf die Literatur über die Methoden der Rekonstruktion verpflichtet.

Heidelberg, im Oktober 1908.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

89. Th. Behme, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Harnapparates der Lungenschnecken. Arch. f. Naturgesch. 55. Jahrg. Bd. I. Heft 1.
41. P. J. van Beneden, Recherches sur l'embryogénie des Limaciens. Müll. Arch. f. Anat. u. Phys.
85. R. Bergh, Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Onchidien. Morph. Jahrb. Bd. X.
83. F. Blochmann, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gastropoden Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII.
77. N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII.
88. M. Braun, Über den Harnleiter bei Helix. Nachrichtsbl. d. deutsch. malakozool. Ges. Bd. XX.
83. J. Brock, Referat über Joyeux-Laffuie, Organisation usw. Biol. Centralbl. Bd. III, 12. S. 370—374.
77. O. Bütschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Diese Zeitschrift. Bd. XXIX.
87. — Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden. Morph. Jahrb. Bd. XII.
91. R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von Paludina vivipara, I. u. II. Morph. Jahrb. Bd. XVII.
92. — Beiträge zur Entwicklung der Gastropoden, I. Teil (Bythinia). Mitt. d. zool. Stat. Neapel. Bd. X.
75. H. Fol, Sur le développement des Ptéropodes. Arch. de Zool. exp. gén. T. V.
80. — Etudes sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Arch. de Zool. exp. gén. T. VIII.
51. C. Gegenbaur, Beiträge zur Entwicklung der Landgastropoden. Diese Zeitschr. Bd. III.
94. B. Haller, Betrachtungen über die Nieren von Oncidium celticum Cuv. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins Heidelberg, neue Folge, Bd. V.
88. R. Hanitsch, Contributions to the anatomy and histology of Limax agrestis. Proc. biol. Soc. Liverpool. Vol. II.
75. H. v. Ihering, Über die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. IX.
76. — Versuch eines natürlichen Systems der Mollusken. Jahrb. d. Deutsch. malakozool. Ges. Frankfurt.
76. — Tethys. Ein Beitrag zur Phylogenie der Gastropoden. Morph. Jahrb. Bd. II.

77. H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig.
77. — Über die systematische Stellung von Peronia und die Ordnung der Nephropneusten. Erlangen.
85. — Über den uropneustischen Apparat der Heliceen. Diese Zeitschr. Bd. XLI.
84. S. Jourdain, Sur les organes ségmentaires et le podocyste des embryons des Limaciens. Compt. rend. Acad. Paris. T. XCVIII.
82. J. Joyeux-Laffuie, Organisation et développement de l'Oncidie. Arch. Zool. exp. gén. T. X.
94. A. Köhler, Beiträge zur Anatomie der Gattung Siphonaria. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. Bd. VII.
73. P. Langerhans, Zur Entwicklung der Gastropoda Opisthobranchia. Diese Zeitschr. Bd. XXIII.
98. J. Meisenheimer, Entwicklung von Limax maximus. Diese Zeitschr. Bd. LXIII.
99. — Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten. Diese Zeitschr. Bd. LXV.
84. P. de Meuron, Sur les organes rénaux des embryons d'Hélix. Compt. rend. Acad. Paris. T. XCVIII.
46. A. v. Nordmann, Essai d'une Monographie du Tergipes Edwardsii. Ann. sc. nat. 3 sér. T. V.
06. H. Otto und C. Tönniges, Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. LXXX.
94. P. Pelseneer, Recherches sur divers Opisthobranches. Mém. cour. Mem. Sav. étrang. Acad. royale sc. Belgique. T. LIII.
94. — Pulmonés à branchie. Compt. rend. Acad. Sc. Vol. CXIX.
91. L. Plate, Studien über opisthopeumone Lungenschnecken. I. Die Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. Bd. IV.
94. — Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Pulmonaten. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. Bd. VII.
94. — Mitteilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Acad. d. Wissensch. Berlin. Bd. XL.
04. O. Poetzsch, Über die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei Planorbis corneus. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. Bd. XX.
34. Quoy et Gaimard, Voyage de découvertes de l'Astrolabe, 1826—29. Paris. T. II, III.
75. C. Rabl, Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. IX.
79. — Die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. Bd. V.
83. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Sitz.-Ber. d. k. Acad. d. Wissensch. Wien, math.-nat. Kl. Bd. LXXXVII, Abt. 3.
74. E. Ray Lankester, Observations on the development of the Pond-Snail (Limnaeus stagnalis). Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XIV.
07. G. Rolle, Die Renopericardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken und andern Pulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. XLIII.
72. P. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Diese Zeitschr. Bd. XXII.

83. P. SALENSKY, Entwicklungsgeschichte der Bythinia tentaculata. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg. Bd. VI.

84. P. und F. SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. 1884—86.

87. — Aus der Entwicklungsgeschichte der ceylonensischen Helix Waltoni. Zool. Anz. Jahrg. X.

40. M. SARS, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken. Archiv für Naturgesch. Bd. VI.

88. W. SCHIMKEWITSCH, Sur le développement du cœur des Mollusques pulmonés d'après les observations de M. SCHALFEEW. Zool. Anz. Jahrg. XI.

95. F. SCHMIDT, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. Bd. VIII.

49. M. SCHULTZE, Über die Entwicklung des Tergipes lacinulatus. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. XV.

77. C. SEMPER, Einige Bemerkungen über die Nephropneusten v. IHERINGS. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg, III.

94. — Reisen im Archipel der Philippinen. Teil 2. Bd. III. Heft 5 u. 6.

94. — Über die Niere der Pulmonaten. Aus d. Nachlaß hrsgeb. u. ergänzt von SIMROTH. Reisen im Archipel. Teil 2. Bd. III. Suppl. 2.

76. H. SIMROTH, Über die Sinneswerkzeuge unsrer einheimischen Weichtiere. Diese Zeitschr. Bd. XXVI.

85. — Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Diese Zeitschr. Bd. XLIII.

98. — Über die Gattung Parmacella. Extr. de l'Ann. Mus. Zool. Acad. Imp. Sc. de St. Pétersburg.

07. W. STANTSCHINSKY, Zur Anatomie und Systematik der Gattung Oncidium. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. XXV.

03. G. STIASNY, Die Niere der Weinbergschnecke. Zool. Anz. Bd. XXXV.

96. C. TÖNNIGES, Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. LXI.

46. C. M. VOGT, Recherches sur l'embryogénie des Mollusques Gastéropodes. Ann. sc. nat. 3 sér. T. VI.

97. A. WIERZEJSKI, Über die Entwicklung des Mesoderms bei Physa fontinalis. Biol. Centralbl. Bd. XVII.

98. K. v. WISSEL, Beiträge zur Anatomie der Gattung Oncidiella. Zool. Jahrb.

80. W. WOLFSON, Die embryonale Entwicklung von Limnaeus stagnalis. Bull. Acad. Sc. de St. Pétersbourg. T. XXVI.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

a,	After;
atr,	Atrium;
äuss.w,	äußere Wand der Schalendrüse;
d,	Darm;
ed,	Enddarm;
eiws,	Eiweißsack;
eiwz,	Eiweißzellen;
ep,	Epithel;
f,	Fuß;
ff,	Fußfurche, d. h. Einschnürung zwischen Fuß und übrigem Körper;
fr,	Fußrand;
ggl,	Ganglion;
gtg,	Genitalgang;
inn.w,	innere Wand der Schalendrüse;
kpfbl,	Kopf- oder Nackenblase;
kz,	Calottenzellen;
lgh,	Lungenhöhle;
lgh.l,	linker Lungenschenkel;
lgh.r,	rechter Lungenschenkel;
md,	Mesoderm;
mg,	Magen;
mgw,	Magenwand;
ml,	Mantel;
mlf,	Mantelfalte;
mlh,	Mantelhöhle;
mlr,	Mantelrinne;
mls,	Mantelrand;
mlsp,	Mantelspalte;
n,	Zellkern;
n.p,	Nierenporus;
öff.lgh,	Öffnung der Lunge in die Mantelhöhle;
öff.urn,	äußere Öffnung der Urniere;
öff.ur.pr,	Öffnung des Primärureters in den Sekundärureter;
öff.ur.sec,	äußere Öffnung des Sekundärureters;
oes,	Oesophagus;
p,	Pericard;
pod,	Podocyste;
pr.ur,	Primärureter;
rdt,	Radulatasche;
re,	Niere;
rpo,	Renopericardialgang;
r.ur,	Ureterrinne (Anlage des Sekundärureters);
sch,	Mantelschild (Eingeweidesack);
schdr,	Schalendrüse;
sec.ur,	Sekundärureter;
sp,	Spiraculum (Atemloch);
t,	hinterer Tentakel;
urn,	Urniere;
ven,	Ventrikel.

Sämtliche Figuren, mit Ausnahme der Rekonstruktionen, sind mit der Oberhäuserschen Kamera entworfen.

Tafel V.

(Rekonstruktionen.)

Fig. 1—8. Um die Rekonstruktionen nicht zu kompliziert zu gestalten, blieben Schalendrüse, Magen, Leber, Oesophagus (mit Ausnahme von Fig. 1), Nervensystem usw. gänzlich außer Betracht. Mitunter blieben auch einzelne andre Organe, wie Pericard und linker Lungenschenkel, fort. Der Darm wurde nur von seinem Ursprung am Magen ab gezeichnet. Es bedeuten rot: Pericard und Urniere; hellgrün: Niere; dunkelgrün: Ureter; dunkelgrau: Enddarm. Von einem blauen Ton wurde ebenso wie von der Schraffierung eine wechselnde Verwendung gemacht, die bei den einzelnen Figuren ihre Erklärung finden werden.

Die Originale sind sämtlich mit einer Vergrößerung von 210 gezeichnet. Eventuelle Verkleinerungen sind jeweils bei der betreffenden Figur angegeben.

Fig. 1. Totalansicht eines 10tägigen Embryo, von der rechten Seite gesehen; Podocyste (*pod*) und vordere Hälfte der Nackenblase (*kpfbl*) nach Totalpräparat ergänzt. Vergr. 140 : 1.

Fig. 2. Teilansicht eines 11tägigen Embryo, seitlich gesehen, orientiert wie Fig. 1. Um das Relief der Oberfläche schärfer hervortreten zu lassen, wurden die Schatten stark verdunkelt. Blau: Lungenhöhle. Vergr. 210 : 1.

Fig. 3. Dasselbe Teilstück wie Fig. 2, dorsale Ansicht. Blau: Lungenhöhle. Vergr. 210 : 1.

Fig. 4. Teilansicht eines Embryo von 12 Tagen, seitlich gesehen, orientiert wie Fig. 1. *n.p* bedeutet nicht den wirklichen Nierenporus, sondern die Stelle, an der sich die Lumina der Niere und des Primärureters am nächsten kommen, um sich später (Fig. 5) zu verbinden. Die Verlagerung des Primärureters, bzw. seiner Öffnung, die gleichsam ein Hinaufrücken an der inneren Wand der Mantelfalte ist, wird durch zwei gekrümmte Pfeile angedeutet. Blau: Lunge, Mantelhöhle, Genitalgang. Vergr. 210 : 1.

Fig. 5. Teilansicht eines Embryo von 13 Tagen, seitlich gesehen, orientiert wie Fig. 1. Blau: Lunge, Mantelhöhle, Genitalgang. Vergr. 210 : 1.

Fig. 6. Dasselbe Teilstück wie Fig. 5 in ventraler Ansicht. Pericard, Niere und Ureter sind weggelassen. Die Grenze zwischen Lunge und Mantelhöhle wird repräsentiert durch eine Linie, die gezogen ist von der äußeren Öffnung der Urniere nach dem oberen Ende, d. h. des Ursprunges des Darmes am Magen. Der dadurch abgetrennte, nach oben gerichtete und unter der Urniere liegende Zipfel ist die Lungenhöhle. Vergr. 210 : 1.

Fig. 7. Teilansicht eines 15tägigen Embryo, seitlich gesehen, orientiert wie Fig. 1. Die mit *öff.mlh* bezeichnete, spaltförmige Öffnung bezeichnet den Übergang zwischen innerer, höhlenartiger und äußerer, faltenartiger Partie der Mantelhöhle und entspricht in Fig. 21 (Taf. VII) der Verengerung *v*. Blau: Lunge, Mantelhöhle, Genitalgang. Vergr. 210 : 1.

Fig. 8. Teilansicht eines Embryo von $16^1/_2$ Tagen, seitlich gesehen, orientiert wie Fig. 1. Blau: Lunge, innere Partie der Mantelhöhle. Die Tiefe der äußeren, faltenartigen Partie ist durch eine punktierte Linie angegeben. Die Ureterrinne (*sec.ur*), soweit sie geschlossen, in grünem, soweit sie noch offen, in blauem Tone. Vergr. 210 : 1.

Tafel VI.

(Rekonstruktionen, mit Ausnahme von Fig. 12.)

Betreffs der Vergrößerung, Farbe und Schraffierung gelten die für Taf. V gemachten Ausführungen.

Fig. 9. Teilansicht eines Embryo von 18 Tagen, seitlich gesehen, orientiert wie Fig. 1. Schräg schraffiert: Rechter Lungenschenkel (*lgh.r*), Mantelhöhle (beide Teile) und Sekundärureter. Tiefe der Mantelhöhle durch punktierte Linie markiert. Blau: Lungenhöhle, deren linker Schenkel (*lgh.l*) zum größten Teil von Niere und Pericard verdeckt wird. Vergr. 140 : 1.

Fig. 10. Teilansicht eines 23tägigen Embryo, seitlich gesehen, orientiert wie Fig. 1. - - - - - bedeutet den von Lungenhöhle und Harnleiter verdeckten Kontur

der Niere, —··—··— vom Sekundärureter verdeckter Kontur des Primärureters. Pericard und linker Lungenflügel sind nicht eingezeichnet. Blau: Lungenhöhle (rechter Schenkel, *lgh.r*); Tiefe der Mantelhöhle durch punktierte Linien angedeutet. Vergr. 140 : 1.

Fig. 11. Dasselbe Teilstück wie Fig. 10 (nach hinten etwas erweitert), dorsale Ansicht. Blau: Lungenhöhle. Horizontal schraffiert: Primärureter (*pr.ur*); dunkelgrün: Sekundärureter (*sec.ur*). Die zwei punktierten Linien parallel zum rechten Mantelrand geben die Breite der Mantelhöhle an. An ihrem inneren Rand münden aus Lunge (*öff.lgh*) und Sekundärureter (*öff.ur.sec*), an ihrem äußeren Rand der Genitalgang (*gtg*), ganz außen der Enddarm. Vergr. 70 : 1.

Fig. 12. Teilansicht eines Embryo von 28 Tagen, dorsale Ansicht, nach Totalpräparat, einige Teile ergänzt und kontrolliert durch Rekonstruktion. Der Sekundärureter (*sec.ur*) lagert sich enger an den primären Harnleiter (*pr.ur*) und umgreift ihn nach unten etwas mehr als es die Figur zeigt. In der Niere ist nur ein Teil der Falten eingezeichnet. Blau: Lunge; dunkelgrün: Gesamtharnleiter. Vergr. etwa 30 : 1.

Fig. 13. Plastische Rekonstruktion eines Teiles eines Embryo vom Stadium der Fig. 8. Sie wurde erhalten durch Aufeinanderfügen von elf sich folgenden Schnitten von 5 μ Dicke. Pericard nicht berücksichtigt. Nähere Erklärung im Text S. 118. Vergr. 240 : 1.

Tafel VII.

(Querschnitte.)

Fig. 14. Querschnitt durch die Lungeneinstülpung eines Embryo vom Stadium der Fig. 1. Die Herz-Nierenanlage ist hier nicht mehr getroffen, sondern liegt weiter nach vorn. Vergr. 935 : 1.

Fig. 15. Querschnitt durch die Anlage von Lunge, Pericard und Niere eines Embryo vom Stadium der Fig. 2. Vergr. 260 : 1.

Fig. 16. Querschnitt durch Niere (*re*) und Uretereinstülpung (*pr.ur*), dem Embryo von Fig. 15 weiter hinten entnommen. Diese Figur ist eine Kombination, insofern der Nierenquerschnitt dem vorgehenden, die tiefe Furche zwischen Eingeweidesack und Fuß (*f*) dem folgenden Schnitt der Serie entstammt. Vergr. 260 : 1.

Fig. 17. Querschnitt durch den Pallialkomplex eines Embryo vom Stadium der Fig. 4. Schnittebene angedeutet durch die Strichlinie *AB*. Vergr. 260 : 1.

Fig. 18. Querschnitt in der Ebene der Strichlinie *CD* Fig. 4. Vergr. 260 : 1.

Fig. 19. Querschnitt durch die vordere Partie der Lungenhöhle eines Embryo vom Stadium der Fig. 7. Schnittebene markiert durch die Linie *AB*. Vergr. 240 : 1.

Fig. 20. Querschnitt, entsprechend der Linie *CD* in Fig. 7. Vergr. 240 : 1.

Fig. 21. Querschnitt durch die pallialen Organe, entsprechend der Linie *EF* in Fig. 7. *r* bedeutet den Übergang der inneren Mantelhöhle in die äußere Mantelrinne, in Fig. 7 der mit *öff.mlh* bezeichnete Spalt. Vergr. 240 : 1.

Fig. 22. Querschnitt, in Fig. 7 angegeben durch die Linie *GH*. Die Öffnung des Primärureters (*pr.ur*) gegen die Niere (*re*) noch eben gestreift; seine Mündung in die an dieser Stelle schon geschlossene Ureterrinne = Sekundärureter (*r.ur*) voll getroffen. Am Mantelsaum erhebt sich eine wulstartige Falte sekundärer Natur. Vergr. 240 : 1.

Fig. 23. Querschnitt durch die äußere Öffnung der linken Urniere eines Embryos vom Stadium der Fig. 7. Der Schnitt ist genau quer; da aber die Urniere etwas schräg nach oben und vorn zieht, so ist das Lumen mehr längs getroffen. Man sieht die vacuolisierten Zellen, die bis unmittelbar an die Mündung reichen. Zwischen Urniere und die großen Eiweißzellen (*eiwz*) drängen sich einzelne Mesodermzellen (*mdz*). Vergr. 260 : 1.

Fig. 24. Querschnitt durch eine Falte des primären Harnleiters eines 30tägigen Embryo. Die Calottenzellen (*kz*) sind keilartig zwischen die cylindrisch-kubischen Epithelzellen eingezwängt und erheben sich etwas über deren Niveau. Vergr. 935 : 1.

Untersuchungen an neuen Tricladen.

Von

Paul Steinmann

(Basel).

Mit Tafel VIII und 3 Figuren im Text.

I. Über den Bau von Planaria teratophila.

Planaria teratophila mihi 07 erinnert in Bau und Habitus an *Planaria alpina* (Dana), als deren Abkömmling sie aufgefaßt werden darf. Nachdem ich die Art an andrer Stelle (13) kurz gekennzeichnet und ihre Regenerationsfähigkeit (14), sowie ihre Bedeutung für die Teratologie und Tiergeographie (15) besprochen habe, mag nun hier eine detaillierte anatomische Beschreibung folgen. Durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. R. LAUTERBORN gelangte ich in Besitz von wichtigem Vergleichsmaterial; ich konnte einige, leider nur in Formol konservierte Exemplare von *Planaria montenigrina* Mrázek aus Montenegro untersuchen. Sie erwiesen sich für feinere histologische Detailfragen unbrauchbar, bestätigten mir aber die Vermutung, daß die süditalienische Polypharyngeale sich von der montenegrinischen durch konstante, wenn auch unbedeutende Merkmale unterscheidet. Ich würde mich vielleicht für die Aufstellung einer Varietät entschlossen haben, wenn die eigentümliche geographische Verbreitung nicht dafür spräche, daß die beiden Formen unabhängig voneinander sich in konvergenter Richtung aus einer *alpina*-ähnlichen Stammform entwickelt haben. So gut man also *Planaria alpina* und *Planaria montenigrina* artlich trennt, ebensogut muß man sowohl *Planaria teratophila* gegenüber *Planaria alpina*, als auch *Planaria teratophila* gegenüber *Planaria montenigrina* als selbständige Species auffassen.

Eine Kreuzung zwischen *Planaria alpina* und *Planaria teratophila* ließ sich im Aquarium nicht herbeiführen. Zwei geschlechtlich voll differenzierte Exemplare der beiden Arten wurden 2 Monate lang in einem isolierten Aquarium gezüchtet, ohne daß eine Copulation stattfand. Gleichzeitig beobachtete ich in einer Kultur von *Planaria teratophila* häufig copulierende Tiere. Ich lege diesem negativen Befunde nicht zuviel Bedeutung bei. Wichtiger scheint mir die Beobachtung, daß sich die beiden Formen biologisch nicht gleich verhalten, indem *Planaria teratophila* gegen Erwärmung noch empfindlicher ist, als die *Planaria alpina* der Umgebung von Basel. In einer Kultur, die beide Arten enthielt, fand ich eines Abends alle *Planaria teratophila* abgestorben, während *Planaria alpina* noch lebte. Leider konnte nachträglich nicht mehr festgestellt werden, wie hoch die Temperatur gestiegen war.

Form und Farbe.

(Taf. VIII, Fig. 1, Habitusbild.)

Bei lebhaftem Kriechen ist *Planaria teratophila* sehr schlank und langgestreckt. Sie unterscheidet sich dadurch scharf von der kürzeren, mehr blattförmigen *Planaria alpina*. Das größte Exemplar, das mir durch die Hände ging, maß 16 mm. Die durchschnittliche Länge wohlgenährter, geschlechtsreifer Individuen mag etwa 14 mm betragen. Dieser Länge entspricht eine Durchschnittsbreite von 1,8 mm und eine Maximalbreite von 2 mm.

Schon durch diese Maße entfernt sich unsre Form beträchtlich von ihrer montenegrinischen Verwandten. *Planaria montenigrina* Mrázek ist meist plump, wie aus Mrázeks (10) Beschreibung und besonders deutlich aus Chichkoffs (3) Habitusbild nach dem lebenden Tier, Fig. 1, Taf. XVI, hervorgeht.

Das Verhältnis der Breite zur Länge beträgt:

bei *Planaria montenigrina* (nach Chichkoff) 1 : 7,5,
» » *alpina* (nach Micoletzky) 1 : $5^1/_3$—$3^1/_2$
» » *teratophila* 1 : 8,5—9,5.

Ich lege auf diese Verhältniszahlen keinen zu großen Wert, da die Tiere je nach der Lebhaftigkeit ihrer Bewegungen kürzer oder länger, schmaler oder breiter werden und sich, bevor sie sich zur Ruhe setzen, stark zusammenziehen. Meine Zahlen beziehen sich auf Individuen in voller Bewegung. Auch die Höhe wechselt stark, je nach der Bewegungsphase. Erhöhungen trifft man in der Pharyngealregion und bei vollständiger Geschlechtsreife in der Gegend des Copulationsapparates. Am wenigsten hoch ist die präpharyngeale Region, doch kann auch sie kurz nach der Nahrungsaufnahme stark anschwellen, indem die Nahrung sich anfangs nur im vorderen, unpaaren Darmaste anhäuft und sich erst später auch den paarigen hinteren Ästen mitteilt.

Die Seitenränder laufen beim lebhaft kriechenden Tier beinahe parallel. Die Verjüngung zum zugespitzten Hinterende beginnt in der Gegend des Copulationsorgans. Das Kopfende ist vom übrigen Körper durch eine sehr schwache, bei manchen Kontraktionszuständen überhaupt nicht wahrnehmbare Halseinschnürung getrennt. Der Vorderrand zeigt, genau wie bei *Planaria alpina* median eine schwache Hervorwölbung, die jederseits in eine schwache Einbuchtung übergeht. Die Tentakel sind recht verschieden in der Länge, je nach dem Alter, und, wenn es erlaubt ist zu sagen, je nach dem Gesundheitszustand des Individuums. Frisch gefangene Tiere besaßen wohlentwickelte Fühler. Längere Zeit während des Sommers in Gefangenschaft gehaltene neigten zu vollständiger Rückbildung der Tentakel. Während manche Planarien die Fühler hoch tragen, breitet sie *Planaria teratophila* wie ihre Verwandten horizontal aus und streckt sie dabei etwas nach vorn.

Die Augen liegen etwa um ihren gegenseitigen Abstand vom jeweiligen Seitenrand und doppelt so weit vom Vorderrand entfernt. Sie sind meist bohnenförmig und liegen am inneren Rand eines pigmentfreien, rundlichen Hofes. Stets waren sie in der Zweizahl zu finden. Augenanomalien nach Zahl und Lage, wie sie bei andern Planarien ziemlich häufig zur Beobachtung kommen, fand ich niemals, trotzdem ich eine bedeutende Zahl von Individuen unter den Händen hatte.

Ventral liegt am Vorderende die Sauggrube, die eine leichte Ausbuchtung in der Gegend der Ausmündung der später zu besprechenden cyanophilen Drüsen darstellt.

Die Mündung der Rüsselhöhle liegt auffallend weit hinten, ebenso die Geschlechtsöffnung. Die Pharynxregion nimmt fast ein Drittel der Gesamtlänge in Anspruch. Beim Vergleich des Gesamthabitus von *Planaria teratophila* mit dem von *Planaria alpina* ergibt sich, daß die Körperproportionen etwa die gleichen sind, abgesehen von der außerordentlichen Verlängerung der Pharynxregion bei *Planaria teratophila.*

Folgende Maße wurden aus einer Sagittalschnittserie durch Rekonstruktion gewonnen. (Die Verhältnisse sind nach den Mikrometerteilstrichen ohne Umrechnung in Maße des Metersystems berechnet.)

Länge des ganzen Tieres	377	Teilstriche.
Abstand vom Vorderende zur Öffnung der Pharynxhöhle	294	»
Abstand von d. Pharynxhöhlenöffnung zur Genitalöffnung	45	»
Abstand von der Genitalöffnung zum Schwanzende . . .	38	»

In Prozenten der Gesamtlänge:

Länge des ganzen Tieres	100
Abstand vom Vorderende zur Öffnung der Pharynxhöhle . .	77,8.
Abstand von der Pharynxöffnung zur Genitalöffnung	12,0.
Abstand von der Genitalöffnung zum Schwanzende	10,1.

Farbe: Die Färbung von *Planaria teratophila*, auch hierin gleicht sie ihrer alpinen Verwandten, ist sehr variabel. Daran ist sowohl die verschieden stark ausgebildete Pigmentierung, als auch die augenblicklich im Darm enthaltene Nahrung nach Quantität und Qualität schuld. Am häufigsten ist eine schiefergraue Färbung, die an helleren Stellen, da wo der Rüssel und das Copulationsorgan durchschimmern, etwas ins Grünliche spielt. Am dunkelsten pigmentiert ist meist die Region vor dem ersten Rüssel, und zwar speziell die Medianzone. Dieser dunkle Rückenstreif erstreckt sich bis zwischen die Augen, häufig sogar noch weiter, bis zum Vorderrand, so daß eine dreieckige Pigmentanhäufung entsteht (vgl. Zool. Anz. Bd. XXXII. 1907, S. 364). Die Bauchseite ist bedeutend heller als die Dorsalseite. Sie zeigt gewöhnlich, weiß durchschimmernd, die großen Längsstämme des Nervensystems und das Gehirn. Auch die Rüssel und das Copulationsorgan sind von der Ventralseite des lebenden Tieres zu erkennen.

Körperepithel.

Das Körperepithel besteht auch hier, wie bei den übrigen daraufhin untersuchten Formen aus Deck-, Kleb- und Sinneszellen. Die Deckzellen sind sehr verschieden gestaltet, je nach dem Kontraktionsstadium. Einen erheblichen Höhenunterschied zwischen ventralen und dorsalen Deckzellen, wie ihn Micoletzky (8) für *Planaria alpina* angibt, konnte ich nicht bemerken. In der Umgebung der Rüsselhöhle waren die Zellen infolge der Spannung besonders platt, nur etwa 7 μ hoch, während sie an andern Stellen bis 18,7 μ hoch werden können. Die Kerne liegen im basalen Teil der Zellen und variieren nicht unbedeutend in Form und Größe. Die Rhabditen treten in normaler Form intracellulär auf, und zwar in großer Menge, besonders auf der Dorsalseite, während sie ventral viel spärlicher sind, nicht selten in einzelnen Zellen sogar ganz fehlen. Regelmäßig sind aber die dorsalen und die Randrhabditen größer als die der Ventralseite. Auf Flächenschnitten zeigen die Epithelzellen s. str. unregelmäßig polygonale Gestalt. Ihre Breite beträgt 5—8 μ.

Basalkörperchen und fibrilläre Plasmastruktur konnte ich in den Deckzellen nicht erkennen, wohl aber in den Tentakelzellen, in denen die Rhabditen bekanntlich fehlen.

Die Cilien finden sich bei erwachsenen Exemplaren nur ventral. Die Grenzzone bilden die randständigen Klebdrüsenzellen. Bei einem jungen Exemplar ließen sich auch dorsal kurze Cilien nachweisen. Die Klebzellen, ausgesprochen erythrophil, bilden eine schmale Streifenzone längs dem Körperrand. In der Gegend der Haftgrube verbreitert sich diese Zone, umgreift von beiden Seiten die Grube und die Ausmündung der cyanophilen Kopfdrüsen und vereinigt sich in der Nähe des vorderen Körperrandes zu einem ziemlich umfangreichen Drüsengebiet. Im Bau gleichen die Klebzellen denen andrer Tricladen vollkommen, ich verweise hier auf Böhmig (1, S. 378).

An einigen Präparaten konnte ich, zwischen den cylindrischen Epithelzellen eingekeilt, kugelförmige, mehrere Hohlräume enthaltende Zellen wahrnehmen, die wohl als entleerte Rhabditenbildungszellen (vgl. Ude [17], S. 231) aufzufassen sind. Übrigens scheint die überwiegende Mehrzahl der Rhabditen im anliegenden Mesenchym zu entstehen. Dort sind die Bildungszellen sehr häufig, während sie im Epithel nur sehr vereinzelt sich zeigen.

Basalmembran.

Die Basalmembran ist auf meinen Schnitten auffallend dünn. Während diese Haut, in der ich eine feinere Struktur nicht wahrnehmen konnte, bei *Planaria alpina* nach Micoletzky (8) eine Dicke von 4—7 μ erreicht, war bei *Planaria teratophila* das Maximum 3 μ. An meinen eignen Präparaten von *Planaria alpina* maß ich eine Dicke von 3—4 μ. Vielleicht hängen diese Unterschiede von der abweichenden Konservierungsmethode und dem durch sie bedingten Grad der Kontraktion ab, wie wir ja überhaupt die Basalmembran als ein sehr elastisches, nachgiebiges Gebilde aufzufassen haben.

Drüsen.

Wir haben, wie bei andern Tricladen, zu unterscheiden zwischen cyanophilen und erythrophilen Drüsen.

Die Kantendrüsen, d. h. jene im Mesenchym gelegenen Drüsen, deren Ausführgänge die randständigen Klebzellen durchsetzen, sind ausgesprochen erythrophil.

Stärker als bei andern Formen scheint bei *Planaria teratophila* der cyanophile Komplex der Kopfdrüsen entwickelt zu sein. Die meist prall gefüllten Ausführgänge sind besonders zahlreich in einem dicken Bündel unterhalb des Gehirns zu finden. Mit ihnen vereinigen sich einzelne Züge, die von der Dorsalseite kommen und direkt über dem Gehirn nach vorn streichen. Sie münden am Grund der Sauggrube. Die Epithelzellen des Mündungsgebietes sind schwer zu untersuchen, weil sich das Drüsensecret außerordentlich stark färbt. Ich glaube jedoch, daß man es hier mit einem eingesenkten Epithel zu tun hat, wie es in größerer räumlicher Ausdehnung das Vorderende von *Planaria* (*Dendrocoelum*) *lactea* und von verwandten Formen auszeichnet. Jedenfalls konnte ich in den vorderen Zellplatten niemals Zellkerne finden. Im anliegenden Parenchym konnte man infolge der dunkeln Färbung der dichtgelagerten Drüsengänge keine Einzelheiten erkennen.

Die Drüsen, die zu einzelnen Organsystemen gehören, werden gesondert, im Anschluß an die Beschreibung des betreffenden Organs behandelt.

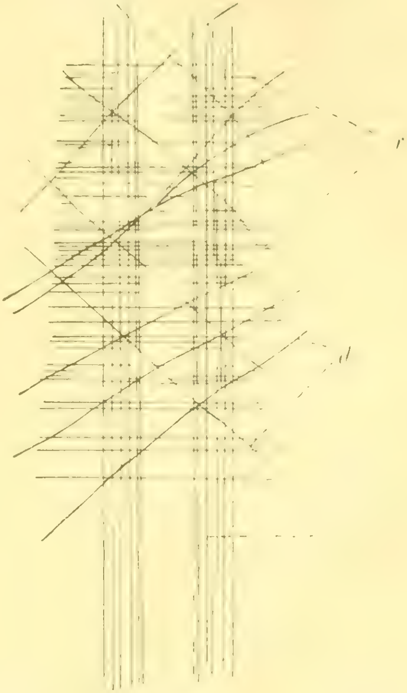
Muskulatur.

Der Hautmuskelschlauch setzt sich zusammen aus Ring-, Längs- und Diagonalfasern. Die Ringmuskeln (Textfig. 1, *r*) sind wie bei *Planaria alpina* nur in einer Lage vorhanden. Sie legen sich der Basalmembran nach innen an. Ob sie sich nur in den lateralen Rändern, wie MICOLETZKY (8) angibt, oder auch anderswo kreuzen, konnte ich nach meinen Präparaten nicht entscheiden. Die Diagonalmuskeln (*d*) sind an Oberflächenschnitten meist sehr deutlich zu erkennen. Sie sind ventral stärker entwickelt als dorsal und stellen zwei sich kreuzende, nicht bündelbildende Systeme dar. Die Fasern jedes Systems laufen in der Regel streng parallel, doch konnte ich an einzelnen Stellen auch ein Übereinandergreifen bemerken (Textfig. 1).

Am stärksten sind die Längsmuskeln (*l*) ausgebildet, die sich zu großen Bündeln vereinigen. Auch die Längsmuskelbündel sind ventral viel stärker entwickelt als dorsal. Damit hängt die unliebsame Zusammenkrümmung der Tiere beim Abtöten mit den gewöhnlichen Mitteln zusammen. Die starke Verkürzung der fixierten Tiere in bezug auf die Längsachse ist auf das Überwiegen der Längsmuskulatur gegenüber der Ringmuskulatur zurückzuführen. Nur augenblicklich lähmende

Mittel, wie Salpetersäure, sind imstande diese für die Untersuchung unerwünschten Kontraktionen zu verhindern.

Die Mesenchym- oder Körpermuskulatur ist bei *Planaria teratophila* sehr ähnlich ausgebildet wie bei andern Tricladen. Die Dorsoventralmuskeln sind in ihrem Verlauf von der jeweiligen Konfiguration des Darmsystems und bei geschlechtsreifen Exemplaren von der Anwesenheit der Hoden, Dotterstöcke usw. in hohem Grade abhängig. Sie beteiligen sich wohl auch bei den Kontraktionen des Darmes, dessen problematische Eigenmuskulatur (vgl. S. 172) wohl kaum zu funktionieren imstande ist. Außer den Dorsoventralmuskeln findet man regelmäßig auch schräg longitudinale und schräg transversale Fasern. Die schräg longitudinalen scheinen auf die vordere Körperhälfte beschränkt zu sein. Durch ihre Tätigkeit kommt wohl jene tastende Aufrichtung des Kopfendes zustande, die *Planaria alpina* und noch mehr *Planaria teratophila* auszeichnet.



Textfig. 1.

Die Körpermuskeln können an verschiedene spezielle Funktionen angepaßt werden und treten dann meist in größerer Zahl, nicht selten zu eigentlichen Bündeln vereinigt, auf.

So haben die sehr beweglichen Tentakel ihre besondere Muskulatur, die an der Spitze der Fühler inseriert und in ziemlich zahlreichen Fasern den Tentakel longitudinal durchläuft. Der weitere Verlauf ist schwierig zu verfolgen, da sich die Fasern im Gebiet der Kopfdrüsen verlieren. Wahrscheinlich begeben sie sich zum Hautmuskelschlauch.

Ihre eigne Muskulatur besitzt auch die Haftgrube des Vorderendes, die besonders bei den größeren Tricladenarten, *Dendrocoelum punctatum*, *Planaria lactea* usw. große Komplikation erfährt.

Endlich treten dorsoventrale und schräglongitudinale Faserzüge mit den Längsmuskelbündeln der Pharynge in Verbindung und dienen als Retractoren des Rüssels.

Die Muskulatur des Pharynx und des Copulationsapparates wird bei der Betrachtung dieser Organsysteme Besprechung erfahren.

Histologisch weicht die Muskulatur von der andrer Tricladen durchaus nicht ab (vgl. Böhmig, 1, S. 389).

Mesenchym.

Das zwischen den einzelnen Organsystemen sich ausbreitende Gewebe, das wir mit Böhmig Mesenchym nennen wollen, ist in seinen Einzelheiten durchaus noch nicht genau bekannt. Beim Studium der Regeneration von *Planaria teratophila* (14) S. 531 habe ich versucht, das Gewebe zu analysieren. Trotzdem ich den allgemeinen Aufbau erkannt zu haben glaube, ist mir die Bedeutung der einzelnen Elemente keineswegs klar.

So viel ist sicher, man hat es hier mit einem embryonalen und deshalb vielgestaltigen, multipotenten Gewebe zu tun. In ihm spielen sich die komplizierten Vorgänge der Umdifferenzierung des Zellersatzes, der Reduktion und des Nahrungstransportes ab. Von ihm gehen die Neubildungen, die Anlage des Geschlechtsapparates beim Eintritt der Geschlechtsreife und die regenerativen Prozesse aus.

Das Mesenchym besteht aus einer spongiösen mit Hohlräumen durchsetzten Grundsubstanz und aus Zellen, welche in dieses netzbildende Plasma eingebettet sind. Die Zellen können sehr verschieden aussehen. Am häufigsten haben sie die Form eines Sternes. Den Strahlen entsprechen feine Plasmaausläufer, die sich in der spongiösen Grundsubstanz verlieren und sich gelegentlich mit den Ausläufern benachbarter Mesenchymzellen verbinden. Dann und wann wird die Zahl der Ausläufer reduziert, es entstehen bipolare, spindelförmige Zellen, deren Plasma sich intensiver färbt als das der sternförmigen Zellen. Besonders die Ausläufer nehmen bei Behandlung mit Eisenhämatoxylin eine tiefdunkle Färbung an. Der Zellkern kann verschieden gestaltet sein. Die häufigste Form ist die eines Eies. Er kann sich jedoch auch spindelförmig strecken. Ebenso wechselnd ist das Auftreten oder Fehlen des sognenannten Nucleolus, eines kleinen, sich sehr dunkel färbenden Körperchens im Kern der Mesenchymzelle. Da und dort findet man völlig abgerundete Zellen mit kleinem Plasmahof. Dies sind die sogenannten »Stammzellen«, denen man eine große Bedeutung für die bildenden und regenerativen Prozesse beimißt. Es scheint mir jedoch nicht erwiesen, ob die sternförmigen Zellen des

Mesenchyms, die sich mit den spindelförmigen und mit den Stammzellen durch alle möglichen Übergänge verbinden lassen, nicht eine ebenso große Rolle bei den genannten Vorkommnissen spielen, wie die Stammzellen, die vielleicht nichts andres als ruhende Mesenchymzellen, Reservezellen, sind.

Nicht selten kann man im Mesenchymgewebe isolierte Kerne beobachten, deren Plasma sich entweder gar nicht vom Grundgewebe abhebt, oder so gering entwickelt ist, daß es bei unsern Untersuchungsmethoden gar nicht sichtbar wird. Solche isolierte Kerne findet man im Plasma zerstreut. An manchen Stellen mehrt sich ihre Zahl, wie das auch Böhmig (1) für die Region hinter den Ovarien von *Sabussowia dioica* angibt, so daß eine Art embryonalen Syncytiums zustande kommt.

Verdauungsapparat.

Der Verdauungsapparat von *Planaria teratophila* ist außerordentlich kompliziert durch das Merkmal der Polypharyngie, dessen Bedeutung ich schon früher (15) auseinander gesetzt habe. Ich muß in die Speciesbeschreibung eine Anzahl besonders bevorzugter Abnormitäten in der Ausbildung des Digestionssystems aufnehmen, weil diese Neigung zu Mißbildungen in hohem Grade typisch ist für unsre Art. Diese Komplikationen, die der Species ihren Namen eingetragen haben, gehen so weit, daß es überhaupt schwierig ist, den Apparat unter einheitlichem Gesichtspunkte zusammenzufassen, die Variabilität von Individuum zu Individuum ist außerordentlich groß.

Immer in der Einzahl ist zu finden die Öffnung der Pharynxtasche oder die äußere Mundöffnung. Sie ist sehr dehnbar und vermag eine bedeutende Zahl Rüssel (fünf bis sieben) austreten zu lassen. Bei der Konservierung kann man jedoch oft beobachten, daß die Öffnung für die gleichzeitig nach außen drängenden Pharynge zu eng ist. Dann pflegt die ventrale, oft auch die dorsale Körperwand zu platzen, und die Rüssel dringen aus dieser Wunde ins Freie.

Durch die äußere Mundöffnung gelangt man in die Rüsselhöhle, einen langgestreckten Sack, der durch vorspringende Septen in eine Anzahl kleinerer Taschen zerfällt. Die Zahl der sekundären Rüsseltaschen entspricht der der Rüssel, schwankt also von Individuum zu Individuum. Sie können zur Hauptachse sehr verschieden orientiert sein, sind aber im allgemeinen, wie das die dorsoventral abgeflachte Körperform bedingt, seitlich gelegen, verlaufen schräg nach hinten und halten die Horizontalebene ein. Nicht selten haben sie auch einen schräg dorsoventralen oder ventrodorsalen Verlauf. Wie MRÁZEK (10) vermutet, und wie ich bei meinen Regenerationsversuchen nachweisen konnte, ist jede Rüsselhöhle ursprünglich ein selbständiges Gebilde, das sich im Mesenchym unabhängig von dem übrigen Pharyngealapparat bildet. Erst sekundär bricht diese Höhle in die Haupttasche durch. Aus dieser Entstehungsweise erklären sich die großen Verschiedenheiten in der Orientierung der Nebentaschen zur Haupttasche, wenn auch ein einheitlicher von den Zug- und Druckmomenten im Planarienkörper bedingter Grundplan nicht verkannt werden kann.

Die Zahl der Rüssel ist großen Schwankungen unterworfen. In dieser Beziehung variiert *Planaria teratophila* mehr als ihre Verwandte in Montenegro. In der ersten Jugend sind die Tiere wohl einrüsselig. Die kleinsten Exemplare, die ich fand, besaßen drei bis fünf Rüssel. Bei geschlechtsreifen finden sich gewöhnlich 11—15. Gelegentlich fand ich 17. Auffällig ist die ungerade Zahl. Sie ist wohl darauf zurückzuführen, daß die Nebenpharynge regelmäßig alternierend angelegt werden, daß also die Zahl der Nebenrüssel stets eine gerade ist. Der Hauptpharynx ist der unpaarige, älteste, der an der Vereinigungsstelle der drei Darmäste in den Darm mündet und dem Pharynx der Monopharyngealen entspricht. Er ist der größte und nimmt meist einen großen Raum der Rüsseltasche für sich in Anspruch. Doch auch hier herrscht große Variabilität, indem er bisweilen wenig größer ist als die ersten sekundären und kaum bis zur Mitte der Tasche reicht. Diese Verhältnisse sind meist schon von außen zu erkennen. Die durch die dorsale Körperdecke durchschimmernden Rüssel bilden gewöhnlich eine baumartige Figur, indem der Hauptpharynx axial weit nach hinten verläuft. Nicht selten scheint er jedoch ganz kurz zu sein, und die hinteren sekundären Rüssel kommen nicht mit ihm in Berührung.

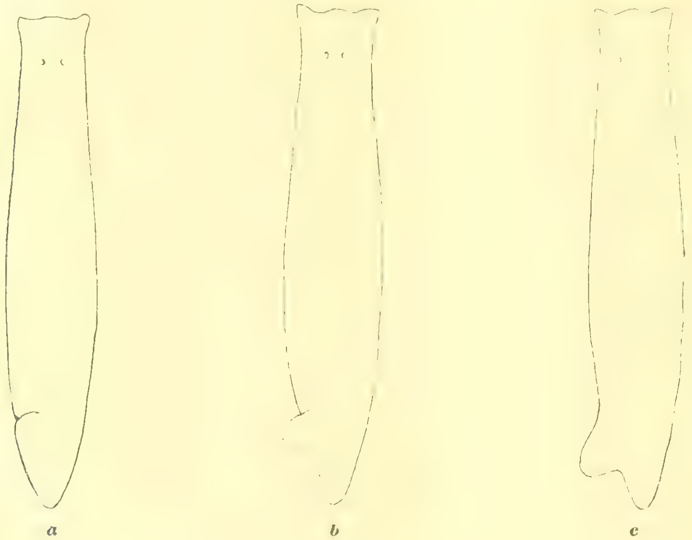
Die sekundären Rüssel nehmen an Größe ab, je jünger sie sind, d. h. je weiter hinten sie liegen. MRÁZEK (10, 11) glaubt, daß die endgültige Zahl der Rüssel ontogenetisch früh erreicht werde, weil es ihm bei älteren Individuen nie gelang, erste Entwicklungsstadien der sekundären Rüssel aufzufinden. Ich vermute jedoch, daß erst der Eintritt der Geschlechtsreife der Pharynxbildung ein Ziel setzt, ja daß sogar bei geschlechtlich voll Entwickelten eine Vermehrung der Rüsselzahl möglich ist. Erste Entwicklungsstadien sind wohl nur deshalb schwer zu finden, weil sie sehr kurz dauern. In wenigen Stunden entwickeln sich aus einem indifferenten Zellhaufen Rüssel und Rüsselhöhle. Ich habe keinen Grund zu zweifeln, daß diese bei der Regeneration sekundärer Rüssel beobachteten Vorgänge nicht auch ontogenetisch ebenso rasch ablaufen. Längere Zeit braucht dann die histologische Differenzierung der Saugorgane. Wirklich hat auch Mrázek beobachtet, daß sich die jüngsten Pharynge anders färben als die alten. Er führt das auf die Anwesenheit von »Neoblasten«, undifferenzierten, embryonalen Zellen zurück. Ich kann diese Angaben Mrázeks für *Planaria teratophila* bestätigen.

Ich habe an andrer Stelle Mrázeks Gedanken, der die Polypharyngie auf vorzeitige Regeneration bei unterdrückter Querteilung zurückführt, weiter ausgesponnen und entwicklungsgeschichtliche Stützen (Beobachtung eines Zellenvermehrungsherdes in der Gegend, wo Selbstteilung hätte stattfinden müssen) beigebracht. Ich habe beobachtet, daß die Fission bei *Planaria alpina* nicht wie bei andern Formen median, sondern seitlich, und zwar einseitig beginnt. Ist nun eine solche Wunde verheilt und hat sich auf der entsprechenden Seite ein neuer Rüssel gebildet, so wird wahrscheinlich die nächste Teilung auf der gegenüberliegenden Seite einsetzen. So verlangen es wohl die Druckmomente im Planarienkörper.

Mrázek glaubt, daß die sekundären Rüssel paarig angelegt werden und daß ihre alternierende Stellung durch sekundäre Verlagerung erklärt werden muß. Ich habe jedoch bei der Regeneration beobachtet, daß bei der Anlage der neuen Rüssel auch ein zeitliches Nacheinander stattfindet. Auch obige Überlegung spricht gegen Mrázeks Annahme.

Vielleicht kann man den Vorgang der Bildung sekundärer Saugrüssel mit der Bewegung des Pendels vergleichen. Der Ausschlag der einen Seite bedingt den Ausschlag der andern. Entsprechend der verzögernden Kraft der Reibung beim Pendelversuch müssen wir auch eine hemmende Kraft in Rechnung bringen. Sie ist die Ursache der successiven Größenabnahme der sekundären Rüssel. Diese Kraft beruht auf dem Kampf der Organe im Organismus, auf dem Verhältnis der bereits vorhandenen Rüssel zur Gesamtheit der übrigen Organe — man könnte vielleicht von Konkurrenz sprechen, wenn man mit diesem Begriff nicht zuviel Aktivität der Teilorgane verbände.

Die Auslösung der Pharynxentwicklung geschieht durch jene Form von Selbstteilung, die ich oben beschrieben habe. Die Ausführung und weitere Differenzierung und die Beendigung des Wachstums werden bedingt durch jene Kraft, die wir mit Morgan (9) vielleicht Organisationsgesetz (organisation power) nennen können. Ob dieses Gesetz zur Erklärung der Beschränkung der Pharynxzahl ausreicht, weiß ich nicht. Vielleicht spielt hier die Polarität eine bestimmte Rolle, indem die Pharynxbildungstendenz in der Körperregion aufhört, in welcher sich ein heteromorpher Schwanz bilden müßte. Dafür sprechen die in Textfig. 2 abgebildeten Fälle von Schwanzmißbildungen, die in den Kolonien gar nicht selten zu beobachten sind. Sie sind wohl so zu erklären, daß die seitliche Selbstteilungsebene bis in die Region der Schwanzheteromorphose nach hinten gerückt wurde, und daß dann ein heteromorpher, anfangs (*a*) nach vorn, später (*b*) seitlich und schließlich (*c*) nach hinten gerichteter, zweiter Schwanz sich ausbildete.



Textfig. 2.

Wie Mrázek an *Planaria montenigrina* beobachtete, sitzen die seitlichen Rüssel den entsprechenden Abschnitten des Darmes nicht direkt auf, sondern sind mit ihnen durch einen engen Kanal verbunden Die Ausstülpungen der seitlichen hinteren Darmäste scheinen in keiner Beziehung zu den neuen Rüsseln zu stehen. Es scheint hier absolute Regellosigkeit zu herrschen.

Der Darm selbst zeigt die typischen Tricladenverhältnisse, doch ist auch er sehr »teratophil«, indem sich häufig Anastomosen zeigen. Am vorderen Darmschenkel zählte ich nie mehr als sechs sekundäre Verzweigungspaare, während *Planaria alpina* nach Chichkoff (2), Micoletzky (8) u. a. acht bis zehn solcher Ausstülpungen besitzt. Die paarigen hinteren Darmäste vereinigen sich nicht selten in der Schwanzregion hinter dem Copulationsorgan, es sind jedoch immer sekundäre Äste, die eine Verbindung herstellen, während die Hauptäste beiderseits weitergehen und nahe dem Körperende blind endigen. Die Verbindungsstränge waren meist gestreckt und einfach. Gelegentlich beobachtete ich auch zwei solcher Anastomosen, die dicht hintereinander parallel verliefen. Sowohl im vorderen als auch im hinteren Teil des Darmes trifft man häufig Anastomosen zwischen zwei und mehr Darmdivertikeln. Ähnliches ist für verschiedene Tricladen, speziell auch für *Planaria montenigrina* bekannt geworden.

Histologisches.

Am Eingang in die Rüsselhöhle sind die Epithelzellen rhabditenfrei und sehr hoch. Sie haben birnförmige Gestalt, ihre Kerne liegen im basalen Teil. Die Cilien fehlen erst ganz in der Nähe der Öffnung. Die Ringmuskeln des Hautmuskelschlauches ordnen sich zu einem Sphincter.

Die Rüsseltaschen sind von einem niedrigen Epithel ausgekleidet, dessen Zellen je nach der Dehnung verschieden hoch sind. Durch die große Komplikation infolge der Polypharyngie und der Septenbildung sieht das Epithel wie gezerrt oder wie gefaltet aus. Ja an manchen Stellen geht der epitheliale Charakter vollständig verloren. Manche Septen sehen wie eine unregelmäßige Zusammenlagerung von Zellen aus.

In der Nähe der Wurzel der Pharynge ändert sich der Charakter des Taschenepithels. Die an den übrigen Stellen kaum erkennbare Basalmembran wird dicker. Die Muscularis, die nach MICOLETZKY (8) bei *Planaria alpina* unter der Basalmembran sich finden soll, und die ich in der komplizierten Rüsseltasche von *Planaria teratophila* nicht mit Sicherheit beobachten konnte, tritt unter der verdickten Basalmembran in der Nähe der Pharynxwurzeln plötzlich sehr deutlich auf. Auch eingesenkte Kerne sind in diesem Gebiet zu beobachten, und JANDER (5) hat wohl recht, wenn er diesen Teil der Taschenwandung als zum Pharynx gehörend betrachtet. Der voll differenzierte Einzelpharynx gleicht histologisch sehr dem Rüssel von *Planaria alpina*. Es lassen sich an ihm drei Hauptschichten unterscheiden, deren Elemente hier in ihrer Reihenfolge von außen nach innen besprochen werden sollen.

a. Außenschicht. Sie setzt sich zusammen aus

1) Schicht der Epithelplatten, kernlos mit kurzen, kräftigen Cilien.

2) Basalmembran, vielfach durchbohrt von den Ausläufern der Epithelplatten und von Drüsenausführgängen.

3) Äußere Muskelschicht, bestehend aus äußeren Längsmuskeln (in Bänder gestellt, mäßig hoch) und äußeren Ringmuskeln (mehrere Lagen).

Darauf folgen nach innen die eingesenkten Teile der Epithelzellen, die kernhaltigen Fortsätze, die sich durch die Basalmembran und durch die Muskulatur des Hautmuskelschlauches hindurchbohren.

b. Mittelschicht. Sie ist vorwiegend drüsiger und nervöser Natur. Im Gegensatz zu MICOLETZKY (8) fand ich zwei durch Hämatoxylin-Eosinfärbung scharf zu unterscheidende Gebiete von Drüsenausführgängen. Die äußere Drüsenzone, den »glandes muqueuses« von CHICHKOFF (2) entsprechend, besteht bei *Planaria teratophila* nicht wie bei *Planaria alpina* »der Hauptsache nach aus (cyanophilen) Schleimdrüsengängen«, sondern die dichtstehenden Drüsengänge färben sich intensiv und ausschließlich rot. Die Drüsenkörper konnte ich im Pharynx selbst nicht nachweisen, ebensowenig wie die der cyanophilen Pharyngealdrüsen. Sie liegen in der Umgebung der Pharynxwurzel im Mesenchym eingebettet. Die Entleerung des Secretes geschieht durch die Drüsengänge, die intercellulär verlaufen und Spalträume zwischen den Mesenchymelementen zu sein scheinen.

Nach innen schließt sich eine Nervenzone in Form eines Netzes von longitudinalen und horizontalen bzw. peripheren Faserzügen an. Ob dieser Nervenkomplex mit dem Centralnervensystem verbunden ist, konnte ich nicht feststellen. Jedenfalls bildet er ein in sich geschlossenes, nicht rein motorisches System. Dies schließe ich aus der Beobachtung, daß isolierte lebende Rüssel auf Reize durch Kontraktion reagieren. Sehr zweifelhaft erscheint mir, ob die hinteren sekundären Rüssel in nervösem Kontakt mit dem Centralsystem stehen. Ich konnte feststellen, daß bei der Bildung sekundärer Rüssel der Nervenplexus keineswegs durch Einwachsen von Nerven entsteht, sondern sich wie alle Elemente des Pharynx aus dem indifferenten Mesenchymzellmaterial (vgl. Stamm- oder Bildungszellen) aufbaut.

Auf die Nervenzone folgt einwärts die innere Drüsenregion, die bei *Planaria alpina* nach MICOLETZKY (8) viermal so breit ist als die äußere und deren Secret, sich nur schwach rosa oder leicht lila färbt. Bei *Planaria teratophila* ist diese Zone kaum breiter als die erythrophile äußere. Das in den bündelförmig angeordneten Gängen enthaltene Secret ist cyanophil und hat ein eigentümliches körniges Aussehen. In der Nähe der Pharynxlippe divergieren die Ausführgänge, und die Zone nimmt einen breiteren Raum ein.

c. Innenschicht. Der inneren Drüsenschicht liegt eine sich aus Muskelschichten und Epithel zusammensetzende Schicht an, die sich in den verschiedenen Regionen auch etwas verschieden verhält. Dieser Unterschied betrifft das Massenverhältnis der Muskelschichten und das Verhalten des Epithels. Letzteres ist nur im distalsten Teile des Rüssels eingesenkt und geht, indem die kernhaltigen Teile allmählich an die Oberfläche rücken, in ein einfaches, kernhaltiges Epithel über. Dort, wo die Kerne wieder in ihren Zellen vorkommen, ändert das Gewebe seinen Charakter. Die Wimpern fehlen, die Zellen zeigen da und dort keulenförmige Hervorwölbungen (vgl. Mrázek, 10), die Zellenkerne sind länglich und stellen sich radial. Möglich ist es, daß auch diese Verhältnisse variieren, indem das eben geschilderte Verhalten des Epithels nur bei starker Kontraktion beobachtet wird.

Die Muskelschichten der innern Region bestehen aus Längs- und Ringmuskeln. Letztere sind sehr stark entwickelt, nehmen aber im distalen Teil etwas ab. Sie bestehen aus fünf bis sechs Schichten, die sich nicht scharf voneinander abtrennen lassen.

Die Längsmuskeln der inneren Region legen sich nach außen an die Ringmuskelschicht an. Sie besteht aus starken, bündelbildenden Fasern, die in zwei Lagen (im proximalen Teil stellenweise in drei Lagen) angeordnet sind.

Die häufig zu beobachtenden Radiärmuskeln durchziehen alle drei Schichten des Pharynx in streng radialer Richtung. Ihre Insertion konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Ebenfalls radialen Verlauf haben die an der Außenfläche des Rüssels mündenden Drüsengänge, die von den Bündeln der äußeren Drüsenzone abzweigen.

Die Pharynxlippe ist wimperlos. Sie besitzt auch kein eigentliches Epithel, da Innen- und Außenepithel am Lippenrand aufhören. Die Untersuchung des Lippenrandes wird sehr erschwert, ja unmöglich gemacht durch die große Zahl der hier mündenden prall gefüllten Ausführgänge. Den größten Teil der Lippe nehmen die cyanophilen Gänge der inneren Region ein. Auf einer relativ schmalen Zone münden die erythrophilen, äußeren Gänge.

Die Muskulatur der Pharynxwurzel verhält sich wie bei andern Tricladen, indem auch hier die inneren Längsmuskeln nach dem Hautmuskelschlauch hin abbiegen. Diese Verhältnisse sind nur am Hauptpharynx und nur auf Sagittalschnitten deutlich zu sehen. Im Verlauf gleichen diese Pharynxretractoren vollkommen den Dorsoventralmuskeln.

Weder der Hauptpharynx, noch die sekundären Pharynge sitzen dem Darm direkt auf. Die Kommunikation wird durch einen engen Kanal hergestellt, dessen Bildung ich bei meinen Regenerationsstudien (14) verfolgt habe (S. 562).

Das Darmepithel besteht auch hier aus den digestiven Darmzellen, deren Plasma sich relativ dunkel färbt und viel Vacuolen enthält, sowie aus den hauptsächlich in der Gegend des Darmmundes gelegenen sogenannten Körnerkolben. Meine Auffassung von diesen Gebilden habe ich in meiner Regenerationsarbeit (14) dargelegt. Ich halte sie für »Stoffträger«, die sich aus Darmzellen oder aus Mesenchymzellen gebildet haben. Diese Ansicht ist auf S. 539 der zitierten Arbeit näher begründet.

Eine Eigenmuskulatur konnte am Darm von *Planaria teratophila* nicht nachgewiesen werden. Die Fasern, die sich um den Darm legen und die oft zu einer Art Membran zusammentreten, sind bindegewebiger Natur, wie ich durch Pikrinsäurefuchsinfärbung feststellte. Oft beobachtete ich, daß die Körper- oder Mesenchymmuskulatur, speziell die dorsoventralen Elemente, sich sehr nahe an den Darm legen. Möglicherweise haben sie den Forschern, die eine Eigenmuskulatur des Darmes beobacheten, eine solche vorgetäuscht.

Im ganzen schließt sich der Verdauungsapparat in seinem Bau an den von *Planaria alpina* an. Die Abweichungen erklären sich aus dem Merkmal der Polypharyngie. Als bemerkenswert hebe ich hier noch einmal die strenge Sonderung von erythrophiler und cyanophiler Drüsenzone, bzw. die verschiedene Affinität des Secretes zu Farbstoffen hervor, die *Planaria teratophila* vor *Planaria alpina* und *Planaria montenigrina* auszeichnet.

Excretionssystem.

Das Excretionssystem konnte ich nach meinen Schnitten nicht in seiner ganzen Ausdehnung erkennen, da sich die Schnittdicke von 10 μ nicht als günstig erwies. So kann ich mir hauptsächlich von den ventralen Kanälen kein vollständiges Bild machen. Die Untersuchung des Excretionsapparates erfordert viel Übung und Zeit, da die Kanäle in dem Maschenwerk des Mesenchyms oft schwer zu erkennen sind. Ich will hier meine lückenhaften Befunde, die ich bei späterer Gelegenheit zu ergänzen hoffe, bekannt geben:

Wie bei *Planaria alpina* findet man bei *Planaria teratophila* zwei dorsale Paare von Excretionsstämmen, die im vorderen Teil Anastomosen zeigen und hinten definitiv zu einem einheitlichen Stamm verschmelzen. Der Kopf ist von mehreren quer verlaufenden Gefäßen durchzogen, wie ich auf Sagittalschnitten beobachten konnte. Diese Stämme liegen dorsal etwas hinter dem Gehirn in der Gegend der cyanophilen Kopfdrüsen. Ihr Verlauf ließ sich nicht genau verfolgen.

Die Zahl der Poren konnte ich nicht feststellen, ebensowenig ihre Verteilung. Ich kann jedoch bestimmt sagen, daß die Poren durchaus nicht regelmäßig verteilt, auch nicht an die Knäuelbildung gebunden sind. Die Knäuel reichen nicht sehr tief. Einzelne Beobachtungen von Excretionsgängen der ventralen Seite beziehe ich nicht auf Knäuel, sondern auf selbständige ventrale Kanäle. Ich konnte mehrere solcher Gefäße auf einer Reihe von Schnitten verfolgen. Bezüglich des Aufbaues und der histologischen Begrenzungen der Excretionskanäle kann ich mir kein Urteil erlauben.

Nervensystem.

Im Nervensystem zeigt *Planaria teratophila* ebenfalls Anklänge an *Planaria alpina*. Wie bei allen Tricladen kann man zwischen centralen, aus Gehirn und Längsstämmen bestehenden und peripheren Teilen unterscheiden.

Das Gehirn (Taf. VIII, Fig. 2) wird aus drei Ganglienpaaren gebildet, die durch drei zum Teil unter sich verschmolzene Commissuren verbunden sind. Die beiden spiegelbildlich gleichen Gehirnhälften stellen Verdickungen der beiden Längsstämme dar. Als Grenze zwischen Gehirn und Längsnerven kann auch hier das Abgehen der vorderen Längsnerven bezeichnet werden.

In der Form gleichen die Hirnhälften denen von *Planaria alpina* sehr. Dagegen liegen die Commissuren etwas mehr vorn und sind breiter. Die zwei vorderen gehen ineinander über, zwischen sie und die dritte schiebt sich eine Mesenchymbrücke ein. Bei *Planaria alpina* und bei *Planaria montenigrina* bilden die drei Commissuren eine einheitliche Brücke. Bei letzterer konnte ich das an dem von Herrn Prof. LAUTERBORN in Montenegro gesammelte Material ziemlich sicher feststellen. Von den vier an der Vorderfläche des Gehirns entspringenden Nerven ist der die Tentakel innervierende *N III* der stärkste. Die übrigen Gehirnnerven von *Planaria alpina* kommen alle auch *Planaria teratophila* zu. Nur das sehr schwache innerste Paar *N VIII* konnte ich nicht nachweisen. Es fehlt auch bei der marinen *Procerodes ulvae*. Der Nervus opticus steigt senkrecht aufwärts. Auf Querschnitten werden die Augen in der Gegend der stets deutlichen Substanzinsel getroffen. Auf diesen Schnitten findet man auch die Gehirnbrücke, und zwar ihren mittleren Teil getroffen. Lägen die Verhältnisse so, wie auf MICOLETZKYS (8) Fig. 4, Taf. XXI, so würden in der Augengegend die beiden Gehirnhälften getrennt getroffen. Ich lege auf diesen Unterschied nicht zuviel Gewicht, da MICOLETZKYS Figur schematisch und meine Schnitte möglicherweise nicht vollkommen senkrecht zur Achse sind.

Dagegen muß ich als bedeutsamen Unterschied nochmals die Selbständigkeit der hintersten Gehirncommissur hervorheben. Eine Abweichung, die im Vergleich zu andern Süßwassertricladengehirnen unbedeutend erscheint, aber trotzdem für die neue Art typisch ist.

Die Längsnervenstämme sind durch eine bedeutende Zahl von Commissuren miteinander verbunden, die verschieden dick sein können. Sie entsenden außerdem kräftige Lateralnerven und besonders in den vorderen Teilen vertikale Commissuren. Die Verbindung der vorderen Gehirnnerven *NI* und *NII* mit den Randnerven konnte ich nicht erkennen. Ebensowenig sind mir die Beziehungen des Pharyngealnervenplexus und der Innervierungsnerven des Hautmuskelschlauches zum übrigen Nervensystem klar geworden. Hinter dem Copulationsorgan konvergieren die ventralen Längsnerven und vereinigen sich, wenn man das Verbindungsstück nicht als Commissur auffassen will. Von ihm aus ziehen sich nach dem Schwanzende hin zwei schwache Nervenstränge.

Sinnesorgane.

Die Augen von *Planaria teratophila* gehören wie die von *Planaria alpina* zu dem von Hesse (4) aufgestellten Typus der *Planaria torva*-Gruppe mit relativ einfach gebauten Sehzellen.

In den Tentakeln beobachtete ich regelmäßig ein Sinnesorgan, über das ich bisher keine Angaben in der Literatur finde. Es besteht aus einer rundlichen, im nervenreichen Tentakelmesenchym eingelagerten Blase (Taf. VIII, Fig. 2 *TS*; Fig. 3) und einem Körper von homogenem Aussehen, der vielleicht als Statolith aufgefaßt werden muß. Die Lage des Organs ist nicht immer ganz dieselbe. Dies darf nicht verwundern, da ja die Tentakel in verschiedenen Kontraktionszuständen konserviert werden. Die Blase ist meist etwas oval. Ihre größte Achse betrug in dem abgebildeten Fall 40,2 μ, die kleinste 29,7 μ. Der Statolith ist ähnlich gestaltet wie die Blase. Seine Länge beträgt 26,2 μ, seine kleine Achse mißt 19,2 μ. Er enthält in der Mitte einen Kern von einer das Licht stärker brechenden Substanz. Die benachbarten Zellen des Epithels sind wie alle echten Tentakelzellen fast völlig rhabditenfrei. An ihnen sind auch die Basalkörperchen deutlich zu erkennen. Um die Blase ordnen sich die Faserbündel des aufgepinselten dritten Gehirnnerven, der einen Belag von bipolaren Ganglienzellen besitzt. Ganglienzellen ordnen sich auch um die Blase herum, wie die Fig. 3 deutlich zeigt. In einigen Fällen fand ich die Blase tief im Innern des Tentakels, sie scheint durch die reiche Tentakelmuskulatur einige Beweglichkeit zu besitzen.

Geschlechtsapparat.

Die Hoden, stets in bedeutender Zahl, sind meist lappig und weisen den typischen Bau auf. Auf Querschnitten zeigt es sich, daß meist zwei Lagen von Hodenblasen übereinander liegen, deren dorsalere in Vertiefungen der ventralen Lage paßt. Auf Sagittal- und Flächenschnitten scheint die Zone der Hoden oft wie ein einheitlich gelapptes Organ. Sie erstreckt sich gewöhnlich vom ersten Drittel des Abstandes zwischen Ovar und Wurzel des ersten Pharynx bis über die letztere hinaus caudalwärts und liegt ausgesprochen ventral, dicht über, zum Teil auch neben den ventralen Längsstämmen des Nervensystems. Bei voller Geschlechtsreife können auch in der Nähe des Ovars Hoden auftreten, doch bleiben sie immer in einem bestimmten Abstand vom Eierstock. In solchen Fällen reicht dann die Hodenzone bis zur Wurzel des zweiten sekundären Pharynxpaares. In der Lage der Hoden erblicke ich einen Unterschied zwischen meiner Art und der montenegrinischen, bei der die Verhältnisse nach Mrázek (10) denen von *Planaria alpina* entsprechen. Was den Bau der Vasa deferentia, der Keimstöcke, Oviducte und Dotterstöcke betrifft, so verweise ich auf Micoletzkys (8) Beschreibung des Geschlechtsapparates von *Planaria alpina* und auf die dort beigegebene Tafelfigur, da ich jenen genauen Untersuchungen nichts beizufügen habe. Dagegen möchte ich an die Betrachtung des Copulationsorgans einiges anschließen. Für *Planaria teratophila* kann ich mich nicht mit dem, was Micoletzky über Bau und Funktion des Penis von *Planaria alpina* sagt, einverstanden erklären.

Das äußere Epithel war stets nackt und kernhaltig, die Ringmuskelschicht erschien im proximalen Teil stark mit Myoblasten durchsetzt. Im distalen Teil rücken die Muskelkerne nach innen in die Mittelschicht. Radiärmuskeln konnte ich nicht beobachten. Ebenso ist mir die Existenz einer inneren Längsmuskellage fraglich. Auf Querschnitten bemerkte ich, daß der vorderste Teil des Penis in den nächst anliegenden zurückgezogen werden kann, so daß eine Falte entsteht, die sich mit einem Präputium vergleichen läßt. Ein Schnitt durch diese Gegend ist auf Taf. VIII, Fig. 1 *a* dargestellt. Die Vereinigung der beidseitigen Vasa deferentia erfolgt nicht im freien Teil des Penis, sondern dicht an der Wurzel, wie ein Blick auf Taf. VIII, Fig. 4 *c* zeigt. Die Penisdrüsen in der Randzone der Penisscheide sind wohl entwickelt und stets deutlich von den Myoblasten zu unterscheiden. Ihr rundlicher Plasmaleib färbt sich mit Eisenhämatoxylin relativ dunkel.

Der Penisbeutel mit seinen für die *Alpina*-Gruppe so außerordentlich charakteristischen Längsmuskelbündeln ist heute noch nach seiner Funktion unbekannt, wie denn auch sein Bau sehr merkwürdig und kompliziert ist. Die Längsmuskelbündel bilden halbmondförmige Platten, die sich zu einer Kugel zusammenlegen, wie die Schnitze einer Pomeranze. Der Raum im Innern des Gebildes hat die Form eines Ellipsoids. Ihn kleidet eine dicke, sogenannte fibrilläre Schicht aus, über deren Natur noch keine Klarheit herrscht. An die Fibrillenschicht grenzt nach innen ein typisches, kubisches Epithel. Dann folgt das innere Geschlechtsatrium, das durch die Sphincterfalte von dem äußeren getrennt ist. In ihm liegt der sehr schlanke, unscheinbare Penis.

Von den inneren Rändern der Längsmuskelplatten entspringen die von Mrázek (10) und Micoletzky (8) beobachteten sehnigen Züge, welche die fibrilläre Schicht durchsetzen und am inneren Epithel der Scheide inserieren. Diesen merkwürdigen Gebilden messe ich eine große Bedeutung für die Copulation zu. Ich habe versucht, über ihren Verlauf Klarheit zu erlangen, indem ich Teilstücke davon rekonstruierte. Im allgemeinen scheinen die Bänder schraubenförmig die Fibrillenschicht zu durchsetzen, doch kommen wohl infolge verschiedener Kontraktionszustände sehr viele Unregelmäßigkeiten vor. Vielleicht ist es erlaubt, einen Versuch zu machen, die Funktion nach den anatomischen Verhältnissen zu deuten. Die halbmondförmigen Längsmuskelplatten bewirken durch Kontraktion eine Verkürzung des Bulbus, so daß der Penis ins äußere Atrium hinaustritt. Zugleich verkleinert sich der Radius der Kugelfläche, und die am inneren Rand der Muskelplatten befestigten Sehnen erhalten einen Zug, der eine Zusammenpressung der Fibrillenschicht bewirkt. Dieser Druck wirkt auch auf den Penis, der deshalb oft, wie Mrázek und Micoletzky beobachteten, auch seinerseits schraubenförmig gekrümmt erscheint. Ob nun dieser Druck zur Entleerung des Samens dient, oder in irgend einer Weise den Penis ins Atrium hinauszudrängen hat, weiß ich nicht. Jedenfalls bleibt der Bau des Penisbulbus mit seiner gewaltigen Muskulatur auch so höchst rätselhaft, und mit Micoletzkys Vermutung, daß die Muskulatur der Scheide die sehr schwache Eigenmuskulatur des Penis zu ersetzen habe, ist nur wenig geholfen. Vielleicht schafft hier einmal die Untersuchung copulierender Individuen Klarheit.

Der sogenannte weibliche Teil des Copulationsapparates, der Uterus, weicht in Form und Bau nicht von dem entsprechenden Organ der *Planaria alpina* ab. Böhmig (1) und Micoletzky (8) bestehen darauf, das Organ Receptaculum seminis zu nennen. Ich besitze Präparate von andern Planarien, die den sog. Uterus mit Eiern angefüllt zeigen. Gelegentlich findet man Sperma und nicht selten Schleim im Lumen dieses Organs. Möglich ist, daß dieses Gebilde bei verschiedenen Arten verschieden funktioniert. Trotzdem würde ich, da sein Auftreten für die Tricladen ein konstantes, zum Teil systematisch wichtiges Merkmal ist, einen einheitlichen Namen vorziehen. Ich schlage deshalb eine allgemeine Bezeichnung, z. B. gestielten Drüsensack, vor.

Verbreitung.

Planaria teratophila ist bis jetzt nur aus Süditalien bekannt. Sie lebt in kalten Gebirgsquellen unter Steinen. Die Fundorte liegen zum größten Teil auf der Halbinsel von Sorrent. Sehr zahlreich kommt die Art in einer Quelle nahe der Straßenbiegung bei Agerola vor. Sie fehlt auch auf der Nordseite des S. Angelogebirgszuges nicht. So fand ich sie in Quellen bei Pimonte und Castellammare, sowie in Bächen bei Gragnano. Dagegen vermißte ich sie in den Hochquellen des S. Angelomassives (etwa 1300 m hoch), wohl infolge periodischen Versiegens dieser Gewässer. Ein Exemplar fand ich im Osten von Neapel in den Bergen von Avellino.

Im ganzen gewann ich den Eindruck, daß die Form, wie bei uns *Planaria alpina*, überall da vorkommen müsse, wo die ihr zusagenden Bedingungen, tiefe Temperatur und klares, sauerstoffreiches Wasser sich finden. Eine genaue Erforschung der Gebirgsquellen Süditaliens würde wohl die Zahl der Fundorte rasch vermehren.

Biologie.

Auch biologisch schließt sich *Planaria teratophila* an *Planaria alpina* an. Sie ist ein ausgesprochenes Kaltwassertier und pflanzt sich in sehr kalten Quellen das ganze Jahr, in Bächen, auf deren Wassertemperatur die Witterung einigen Einfluß ausübt, nur während des Winters geschlechtlich fort. In meinen Kulturen zeigte sich der Höhepunkt der Geschlechtsreife im März. Die Tiere hielten sich in Eiswasser vorzüglich. Im Mai gingen die Kulturen durch verdorbenes Futter und wohl auch durch Wärme zugrunde. Sie hatten vom 20. Dezember bis zum 11. Mai ausgehalten. Während dieser Zeit beobachtete ich gelegentlich Selbstteilung mit nachfolgender Regeneration. Die

Teilungsebene ist präpharyngeal. Das Kopfstück bleibt immer am Leben und regeneriert rasch, während das Rumpfstück oft zugrunde geht und für seine Regeneration viel Zeit nötig hat. Mißbildungen beobachtete ich in diesen Kulturen seltener als im Sommer in Neapel. Dort war schließlich kein einziges normales Individuum mehr anzutreffen. Alle hatten Einbuchtungen, Doppelschwänze u. dgl. Im kalten Wasser bewegen sich die Planarien rasch. Sie suchen das Dunkel auf. In Gefäßen mit starker Wasserbewegung sammeln sie sich an den ruhigsten Stellen an.

Copulation beobachtete ich in der ersten Hälfte März. Leider kam es nicht zu einer Kokonablage.

Systematische Stellung.

Planaria teratophila ist mit *Planaria alpina* und *Planaria montenigrina*, wohl auch mit *Planaria anophthalma* sehr nahe verwandt. Einige konstante kleine Abweichungen veranlassen mich jedoch, sie als eine selbständige Art aufzufassen.

Die wichtigsten dieser Charakteristica sind:

1) Anwesenheit zweier blasenförmiger Tentakelsinnesorgane.

2) Sonderung der beiden Drüsenzonen des Pharynx in cyanophile und erythrophile.

3) Selbständigkeit der hinteren (dritten) Gehirncommissur.

4) Die Zone der Hoden reicht bis gegen die Wurzel des zweiten Pharynxpaares.

5) Die Wimpern am Außenepithel des Penis fehlen.

6) Die Vasa deferentia vereinigen sich an der Wurzel des Penis, nicht im freien Teil desselben.

II. Planaria lactea Oerst. var. bathycola nov. var.

Die in ZSCHOKKES Zusammenstellung der Tiefenfauna des Vierwaldstättersees (19) als *Planaria cavatica* Fries bezeichnete Triclade gehört nicht dieser Art an, sondern ist eine Kümmerform von *Planaria lactea*. Die Exemplare ohne Augen unterschieden sich anatomisch nicht von den sehenden. Da sie längere Zeit im Spiritus aufbewahrt wurden, ist auch an eine Bleichung des Pigmentes zu denken. Herr Prof. W. WELTNER sandte aus dem Madüsee stammende Exemplare, die sich ebenfalls als mit *Planaria lactea* identisch erwiesen.

Die Merkmale, die mich zur Aufstellung einer Varietät bestimmten, sind folgende:

1) Geringe Körpergröße. Eine geschlechtsreife *Planaria lactea* erreicht sonst eine Länge von 2 cm und darüber. Die Tiefenplanarie scheint eine Größe von 7 mm nicht zu überschreiten.

2) Weitgehende Reduktion der Darmastzahl. Für die typische *Planaria lactea* gilt eine Zahl von 26—34 Paaren als Norm, auf den unpaaren Capitaldarm fallen davon 10—15 Paare.

Die Tiefenplanarie, sowohl die WELTNERsche als die Vierwaldstätterseeform, besitzt im Mittel 18 Paare, im Maximum 22, von denen sechs bis neun auf den Capitalast fallen.

3) Entsprechend der Reduktion der Darmastzahl liegt das Ovarium nicht wie bei *Planaria lactea* zwischen dem vierten und fünften Paar, sondern zwischen dem zweiten und dritten, seltener zwischen dem dritten und vierten Paar.

4) Der sog. Saugnapf ist sehr schwach entwickelt. Die wenig umfangreiche Zone der eingesenkten Epithelzellen deckt sich mit der Ausmündungsregion der zu einem Kopfkomplex vereinigten eosinophilen Randdrüsen. Diese Drüsen machen das Bild undeutlich, so daß ich nicht sicher sagen kann, ob sich eine spezialisierte Saugnapfmuskulatur zwischen den Ausführgängen findet.

5) Alle Genitalorgane, vorab der Penis und die Hoden, sind im Vergleich zur Körpergröße gewaltig entwickelt. Die Hoden liegen dorsal und ventral, vom Gehirn an rückwärts bis gegen den Schwanz.

Da alle diese Merkmale eigentlich quantitativer Natur sind, können sie nicht als Speciescharaktere betrachtet werden. Ihrem ganzen Habitus nach unterscheidet sich die Tiefenform jedoch deutlich von der gewöhnlichen *Planaria lactea*. Sie stellt eine wohl charakterisierbare Standortsvarietät dar, die, mit dem Typus verglichen, in mehrfacher Hinsicht verkümmert erscheint. Die Übereinstimmung der Madüplanarie mit der Form aus der Tiefe des Vierwaldstättersees betrachte ich als eine Convergenzerscheinung.

Als Ursache der Verkümmerung kann wohl kaum Nahrungsmangel angenommen werden, da der Seegrund von sehr vielen Asseln und Flohkrebsen belebt ist. Alle diese Fragen wird ZSCHOKKE in seiner in Aussicht stehenden monographischen Bearbeitung der Tiefenfauna des Vierwaldstättersees genauer behandeln. Gegen die Annahme einer Hungerform spricht besonders auch der Vergleich mit künstlichen Hungerformen von *Planaria lactea*. Der erste Einfluß des Hungers zeigt sich in einer Resorption der Geschlechtsorgane. Bei der Tiefenplanarie erscheint jedoch die Fruchtbarkeit geradezu gesteigert, indem die Genitalorgane im Körper einen sehr großen Raum einnehmen.

Planaria lactea var. *bathycola* wurde schon bei früheren Tiefenuntersuchungen da und dort aus Tiefen von 22—100 m zutage gefördert. Neuerdings haben wir sie in zahlreichen Exemplaren auch in den größten Tiefen von über 200 m gefangen.

III. Planaria infernalis mihi 1907.

Der im Jahre 1907 im Zoologischen Anzeiger Bd. XXXI, Nr. 25 in den »Beiträgen zur Kenntnis der schweizerischen Höhlenfauna« gegebenen kurzen Beschreibung (12) dieser höhlenbewohnenden Form habe ich noch einige Einzelheiten zuzufügen.

Planaria infernalis gehört mit *Planaria mrazeki* zur *Planaria lactea*-Gruppe, welche durch den Besitz einer Penisscheide und eines Flagellums ausgezeichnet ist. Die Hoden liegen in großer Zahl sowohl dorsal als ventral vom Darm und erstrecken sich vom Gehirn an rückwärts bis gegen den Schwanz.

Die hinter der Region der Copulationsorgane liegenden Hoden stehen durch Vasa efferentia mit dem Vas deferens in Verbindung. Diese Vasa efferentia sind sehr eng, gewunden und vereinigen sich zu größeren Sammelgefäßen, den Vasa efferentia II. Ordnung.

Die Vasa deferentia waren stets stark erweitert und mit Sperma gefüllt. Sie verlaufen, ganz ventral, von der Pharynxregion bis gegen den Penis, dann biegen sie nach der dorsalen Seite um, umgreifen den Penisbeutel und münden, weit voneinander entfernt, vollkommen seitlich in die Penishöhle. Letztere ist ein rundlicher Hohlraum, in den sich einzelne Drüsen ergießen. Die für *Planaria lactea* typischen vorspringenden Zapfen fehlen, dagegen zeigt die Wandung einen deutlichen Muskelbelag. In die Penishöhle, die vielleicht als Vesicula seminalis bezeichnet werden kann, ragt als klappenförmiges Organ das Flagellum vor. Bei allen von mir untersuchten Exemplaren fand ich das Flagellum nach innen gestülpt, während es bei *Planaria lactea* in der Regel umgestülpt ist und in die Penisscheide ragt.

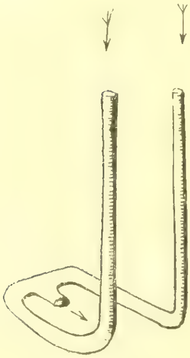
Im Bau zeigt das Flagellum gegenüber dem entsprechenden Gebilde von *Planaria lactea* Eigentümlichkeiten, die als Unterscheidungsmerkmale von Wichtigkeit sind.

Das Organ kann im ruhenden Zustand am besten mit einer Tulpe verglichen werden. Der freie Rand ist nicht wie bei *Planaria lactea* trompetenartig nach hinten und außen umgebogen, wie das Ijima (6) in seinen Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen (Tricladen), beschreibt und abbildet, sondern endet stumpf. Die Außenfläche ist glatt. Im Innern wölben sich etwa fünf bis sechs Ringwülste vor, die bei der Copulation nach außen gerichtet sind (vgl. Fig. 3 meiner vorläufigen Mitteilung im Zool. Anz.).

Histologisch gleicht das Flagellum von *Planaria infernalis* dem von *Planaria lactea*. Die Grundsubstanz hat bindegewebigen Charakter, enthält ziemlich viele Kerne und wird nach innen und nach außen von einem Epithel begrenzt. Das äußere Epithel besteht aus birnförmigen Zellen. Auch die Zellkerne besitzen die Gestalt einer Birne und senden oft einen tief färbbaren Fortsatz nach innen (Taf. VIII, Fig. 5). Die Zellen des inneren Epithels sind drüsiger Natur, von einer feinkörnigen Masse erfüllt. Aus derselben Substanz setzen sich zapfenförmige Gebilde zusammen, die am freien Rand, der Lippe des Flagellums, sich vorfinden. Auch in dem an die Lippe angrenzenden Bindegewebe trifft man solche Gebilde. Wahrscheinlich handelt es sich um ein Secret. Die Muskeln sind beim Flagellum von *Planaria infernalis* besonders stark entwickelt. Man unterscheidet Längsmuskeln, welche die bindegewebige Grundsubstanz ihrer ganzen Länge nach durchsetzen, ohne sich in Lagen zu sondern. An der Basis treten die Längsmuskeln mit der Muskulatur des freien Penis in Verbindung. Dadurch wird die Umstülpung ermöglicht. Die unter dem Epithel der Außenfläche liegende Ringmuskulatur ist schwach ausgebildet. In den Ringwülsten der Innenseite verlaufen ringförmige feine Fasern, von deren muskulöser Natur ich jedoch nicht vollkommen überzeugt bin.

Die Funktion des Flagellums ist wohl eine doppelte. In der Ruhelage dient es als Klappenorgan und verhindert das Austreten der Spermatozoen aus der Penishöhle. Ausgestülpt verlängert es den Penis und wirkt durch die Ringwülste, die bei der Ausstülpung nach außen zu liegen kommen, als Haftorgan bei der Begattung mit. Auch den drüsigen Elementen der Flagellumlippe kommt wohl eine bestimmte Rolle bei der Copulation zu.

Die Penisscheide ist geräumig und umgreift den kugeligen Penisbulbus eine Strecke weit. In ihrer Ausmündung liegt ein specifischer Charakter, indem der bei *Planaria lactea* stets deutlich ins Atrium vorspringende penisartige Zapfen, an dessen Spitze die Öffnung der Penisscheide liegt, sich nicht vorfindet. Die Penisscheide mündet dicht neben dem muskulösen Drüsenorgan ins Atrium. Ganz abweichend ist endlich das Verhalten des »Uterusstieles«. Während bei *Planaria lactea* dieser muskulöse Gang von der Medianlinie etwas nach rechts abgerückt ist und in die Ausbuchtung des Atriums, die auch das muskulöse Drüsenorgan aufnimmt, einmündet, verläuft der Uterusstiel bei *Planaria infernalis* im Gegenteil links von der Medianlinie, tritt mit dem muskulösen Drüsenorgan in keinerlei Beziehung, sondern mündet auf der entgegengesetzten Seite, also von links, selbständig ins Atrium. Er entspringt an der dorsalen Fläche des gestielten Drüsensackes, hält sich zunächst ganz nahe beim Rückenepithel, behält diese Lage bis auf die Höhe der Penisscheidenmündung bei und biegt dann beinahe rechtwinkelig nach der Ventralseite um. Zugleich erweitert er sich sackartig, neigt etwas gegen die Medianebene hin und verengert sich an der Mündungsstelle kaum merklich. Der Übergang von den hohen Cylinderepithelzellen des Uterusstieles zu den kubischen Epithelzellen der Atriumwandung ist ziemlich unvermittelt. Ebenso plötzlich nimmt die Muskulatur ab, und gleichzeitig verschwinden die kleinen, den Uterusgang auf seiner ganzen Ausdehnung umgebenden Drüsenzellen.



Textfig. 3.

Der Verlauf der Oviducte ist ebenfalls bemerkenswert. Zunächst schlagen sie, vollkommen ventral verlaufend, cranio-caudale Richtung ein. Auf der Höhe der Mündung des Drüsensackes biegen sie nach der Dorsalseite um, neigen etwas nach vorn und vereinigen sich nach bogenförmigem Verlauf in nächster Nähe der Penisscheidenmündung. Das unpaare Stück ist äußerst kurz und hat dorsoventrale Richtung (vgl. Textfig. 3). Die Ausmündungsstelle liegt unmittelbar bei der Penisscheidenöffnung, ja nach einem Präparat scheinen sich sogar Penisscheide und Oviducte auf eine ganz kurze Strecke zu vereinigen, ein Verhalten, wie es für *Planaria lactea* gilt.

Zum Schluß will ich die systematisch wichtigen Merkmale zu einer Diagnose vereinigen:

Planaria infernalis mihi 1907 (12).

Gehört zur *Planaria lactea*-Gruppe. Pigmentlos, Augen fehlen, Opticus rudimentär. Sauggrube am Vorderende mit eingesenktem Epithel und specifischer Muskulatur.

Verdauungstractus: Hintere Darmäste nicht verschmelzend. Innere Muskelschichten des Pharynx durchflechten sich in etwa drei bis vier Lagen.

Genitalapparat: Hoden sehr zahlreich, dorsal und ventral bis gegen das Schwanzende. Penis mit kugelförmigem, glattwandigem Lumen. Flagellum ohne umgeschlagenen Rand.

Penisscheide deutlich. Ihre Ausmündung ins Atrium nicht auf einer

Erhebung. Stiel des Drüsensackes, links vom Penis, mündet selbständig ins Atrium, nachdem er sich sackartig erweitert hat. Muskulöses Drüsenorgan nicht auf gleicher Höhe wie der Penis. Oviducte vereinigen sich erst ganz kurz vor der Einmündung ins Atrium.

Vorkommen: In schweizerischen Höhlen. Bachbewohner.

Fundorte: Höllloch und Lauiloch (Muotatal, Kt. Schwyz). Bach der Beatenhöhle, Kt. Bern.

Basel, im Januar 1909.

Verzeichnis der im Text angeführten Literatur.

1. L. Böhmig, Tricladenstudien. I. Tricladida maricola. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. 1906. S. 344—504 m. 8 Tafeln.
2. G. Chichkoff, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades). Arch. de biol. T. II. Gand 1892.
3. — Sur une nouvelle espèce du genre Phagocata Leidy. Arch. zool. expér. 4 sér. T. I. 1903.
4. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, in Sonderheit der Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.
5. R. Jander, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Anat. Bd. X. 1897.
6. J. Ijima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen (Tricladen). Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.
7. — Über einige Tricladen Europas. Journ. Coll. of Sc. Imp. Univ. Japan. T. I. Tokyo 1887.
8. H. Micoletzky, Zur Kenntnis des Nerven- und Excretionssystems einiger Süßwassertricladen usw. Diese Zeitschr. Bd. LXXX. 1907.
9. T. H. Morgan, Regeneration. Deutsch: Moszkowski. Leipzig 1907.
10. Al. Mrázek, Über eine neue polypharyngeale Planarienart aus Montenegro (Planaria montenigrina n. sp.). Sitzber. königl. böhm. Ges. d. Wiss. 1903. Prag 1904.
11. — Eine zweite polypharyngeale Planarienform aus Montenegro. Ebenda 1907.
12. P. Steinmann u. E. Gräter, Beiträge zur Kenntnis der schweizerischen Höhlenfauna. I. Über eine neue blinde Planarie. Zool. Anz. XXXI. Nr. 25. 1907.
13. P. Steinmann, Eine polypharyngeale Planarie aus der Umgebung von Neapel. Zool. Anz. XXXI. 1907.
14. — Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org. XXV. 1908.
15. — Die polypharyngealen Planarienformen und ihre Bedeutung für die Deszendenztheorie, Zoogeographie und Biologie. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. I. 1908.

16. F. Stoppenbrink, Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. Leipzig 1905.
17. J. Ude, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Süßwassertricladen. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX. 1908.
18. J. Wilhelmi, Sinnesorgane der Auriculargegend bei Süßwassertricladen. Zool. Anz. Bd. XXXIII. 1908.
19. F. Zschokke, Übersicht über die Tiefenfauna des Vierwaldstättersees. Arch. f. Hydrobiologie u. Planctonkunde. Bd. II. 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII.

Fig. 1. *Planaria teratophila* (Habitusbild).

Fig. 2. Umrisse eines Dorsalschnittes (Fläche) von *Planaria teratophila* (——) und eines Ventralschnittes (.....) derselben Serie. Vertikaler Abstand der beiden Schnitte 120 μ. Bezeichnungen: *NII*, zweiter Gehirnnerv; *NIII*, dritter Gehirnnerv; *A*, Auge; *D*, Darm; *HC*, hintere, freie Gehirncommissur; *LN*, Längsnervenstämme; *TS*, Tentakelsinnesorgan; *G*, Gehirn.

Fig. 3. Tentakelsinnesorgan. Flächenschnitt. Oc. 4, Obj. C. Zeiss.

Fig. 4. Drei Querschnitte durch den Penis von *Planaria teratophila*. *a*. Penisspitze, *b*. Peniswurzel vor der Vereinigung der Vasa deferentia, *c*. Peniswurzel nach der Vereinigung der Vasa deferentia. *vd*, Vasa deferentia (erster und zweiter Ductus ejaculatorius); *ep*, Penisepithel; *eps*, Penisscheidenepithel; *f*, Faltenbildung durch Einziehung der Penisspitze.

Fig. 5. Rand des Flagellums von *Planaria infernalis* in Ruhestellung (medianer Längsschnitt). Zeiss; Imm. 1/12.

Zur Anatomie und Biologie von Ixodes ricinus L.

Von

Katharina Samson.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit Tafel IX—XII und 18 Figuren im Text.

I. Einleitung.

a. Biologie.

Meine Untersuchungen über die Anatomie der Ixodiden begann ich an ägyptischen Hundezecken *Rhipicephalus sanguineus* Latr., von denen mir eine kleine Sendung durch Herrn Geh.-Rat Prof. Dönitz gütigst überlassen wurde. Ich bemühte mich, die Tiere weiter zu züchten. Jedoch der erste Versuch mißlang, und einen zweiten, der sicher Erfolg gehabt hätte, konnte ich nicht anstellen, da ich keine ägyptischen Zecken mehr bekam. Ich versuchte nun, einer größeren Anzahl von unsern einheimischen Zecken *Ixodes ricinus* L. (s. *reduvius*) habhaft zu werden und fing im Frühjahr nicht unschwer sämtliche Altersstufen, Larven, Nymphen und geschlechtsreife Tiere, in den feuchten Wäldern bei Berlin, indem ich mit einem Insektennetz über die hohen Gräser am Wegrand strich, auf denen die Holzböcke sitzen und auf Beute lauern. Da ich bei dieser Fangart immer nur hungrige Tiere bekam, so entschloß ich mich sehr bald, sie zu züchten, um ihre verschiedenne Lebensstadien kennen zu lernen.

Die Biologie der Holzböcke ist recht gut bekannt; sie sind von Kossel, Weber, Schütz und Miessner gezüchtet und als Überträger der Hämoglobinurie der Rinder eingehend beobachtet worden. Eine umfassende Darstellung der über die Zecken bekannten Tatsachen findet sich bei W. Dönitz, auf die ich an dieser Stelle verweise. Ich möchte hier nur die Punkte besprechen, die Dönitz als unentschieden oder zweifelhaft hingestellt hat.

Der sechsbeinigen Larve fehlen die Atmungs- und die Geschlechtsorgane. Entgegen der Angabe Bonnets, daß sich die übrigen

Organe erst allmählich aus dem Dotter aufbauen, fand ich diese bei der Larve nach Verlassen der Eihüllen sämtlich entwickelt. Die den spröden Dotter umgebende Darmwand ist sehr dünn, so daß sie auf Schnitten leicht reißen und ihr Fehlen vortäuschen kann. Die Larve saugt sich erst dann fest, wenn sie ihren Dottervorrat ganz oder fast ganz aufgebraucht hat. In der Zwischenzeit erhärtet das Chitin ihres Körpers.

Die Nymphe besitzt Atmungsorgane und das vierte Beinpaar, das der Larve fehlt. Schnitte durch eine Larve vor der Nymphenhäutung zeigen, daß es wirklich das vierte Beinpaar ist, das sich neugebildet hat und fast fertig unter der Larvenhaut liegt. Larven und Nymphen ließ ich an Eidechsen saugen. Eigenartig ist dabei, wieviel längere Zeit eine Nymphe braucht, um sich an einem Kaltblüter zu sättigen, nämlich 10—14 Tage. Am Menschen ist sie in 4 Tagen vollgesogen und fällt ab.

Aus der Nymphe entwickelt sich direkt das geschlechtsreife Tier, so daß es im Leben der Ixodinae nur zwei Häutungen gibt, eine von der Larve zur Nymphe und eine von der Nymphe zum geschlechtsreifen Stadium. Anders lautende Berichte sind irrig. Die ausgeschlüpften Weibchen ließ ich an einem Igel saugen. Die Männchen konnte ich nie dazu bringen, sich einzubohren. Doch fand ich in der Literatur eine Angabe von Bertkau, er habe ein Männchen von *Ixodes ricinus* an sich saugen lassen, es sei nach 8 Stunden abgefallen. Dadurch scheint die Streitfrage dahin entschieden zu sein, daß auch die Männchen des Holzbocks Blut saugen. Auch ohne Nahrung zu sich genommen zu haben, können die Männchen mehrere Begattungen ausführen. Die Weibchen können mehrmals befruchtet werden. Sie heften sich erst dann an einem Wirttier fest, wenn sie begattet worden sind. Doch kann ihnen dasselbe oder ein andres Männchen während des Saugens angeheftet bleiben. Meine Beobachtungen über die Befruchtung und die Eiablage der Holzböcke, sowie die an den Sinnesorganen gemachten, sehe ich mich genötigt, den einzelnen anatomischen Abschnitten einzuflechten, da ein Verständnis der Vorgänge ohne Kenntnis des Baues der Körperteile nicht möglich ist.

b. Technik.

Um die innere Anatomie der Holzböcke kennen zu lernen, konservierte ich die Tiere in dem Carnoyschen Gemisch: 6 Teile absoluten Alkohols, 3 Teile Chloroform, 1 Teil Eisessig. Die Einwirkungszeit richtete sich nach der Größe der Objekte und schwankte zwischen 3 und 10 Minuten. Große Schwierigkeit bot das Schneiden der Zecken, da ihr Chitin ungemein hart ist. Verschiedene Methoden zur Erweichung des Chitins erwiesen sich als unbrauchbar. Die besten Erfolge erzielte ich schließlich mit einer kombinierten Paraffin-Celloidinmethode. Ich entwässerte die Objekte sorgfältig, ließ sie aber nie über Nacht in Alkohol, sondern hob sie für längere oder kürzere Zeit stets in Zedernholzöl auf. Aus Alcohol absolutus brachte ich die Objekte für 1 Stunde in ein Gemisch von Äther und Alc. abs. zu gleichen Teilen, sodann auf 1—4 Tage in Celloidin, das ich dabei von 3% auf etwa 8% eindicken ließ. Sodann wurden die Objekte schnell in Chloroform übergeführt, worin das Celloidin erhärtet. Hier wurde die äußere Celloidinhülle mit Präpariernadeln von den Objekten entfernt und diese eine Viertelstunde im Chloroform belassen. Dann kamen sie auf 1—3 Stunden in Chloroform-Paraffin (Chloroform und Paraffin zu gleichen Teilen), sodann auf mehrere Stunden in reines Paraffin, das einige Male gewechselt werden muß, um jeden Rest von Chloroform aus dem Objekt zu entfernen. Die so vorbereiteten Tiere gaben, in Paraffin eingeschlossen, gute Schnitte von jeder beliebigen Stärke, doch mußte ich zuweilen die Schnittfläche mit Mastixkollodium bestreichen, besonders wenn die härtesten Chitinteile in Frage kamen, z. B. Beine und Mundwerkzeuge, da diese trotz all der beschriebenen Maßregeln ausspringen konnten.

Zur Färbung verwendete ich HEIDENHAINsches Eisenhämatoxylin oder die WEIGERTsche Modifikation desselben, zum Nachfärben Pikrinsäure und Säurefuchsin nach VAN GIESON oder Eosin. Auch wandte ich die Doppelfärbung Thiazinrot-Toluidinblau an und die Dreifachfärbung nach RAMÓN Y CAJAL.

Ehe ich über die Resultate meiner Untersuchungen berichte, möchte ich Gelegenheit nehmen, meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. F. E. SCHULZE, herzlich für das vielfache Interesse zu danken, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, und für die wertvollen Ratschläge, durch die er diese Arbeit gefördert hat. Auch spreche ich dem Assistenten Herrn Dr. DEEGENER und dem Abteilungsvorsteher des zool. Instituts, Herrn Dr. BERNDT, meinen besten Dank aus für jede Unterstützung, die die beiden Herren mir haben zuteil werden lassen. Herrn Dr. HARTMANN bin ich wegen freundlicher Überlassung von lebendem Zeckenmaterial zu Dank verpflichtet.

c. Literatur.

Seit es bekannt geworden ist, daß die Zecken verschiedene Krankheiten auf Mensch und Tier übertragen, mehren sich in jedem Jahr die Angaben über diese Lebewesen in zoologischen, in medizinischen und in landwirtschaftlichen Zeitschriften, besonders in den außereuropäischen. Die Arbeiten enthalten manches Neue über die äußere Form und die Biologie der einzelnen Zeckenarten, die genau zu kennen für die Erforschung der in Frage kommenden Krankheiten ja ungemein wichtig ist. Die Beiträge zur inneren Anatomie der Zecken, die darin enthalten sind, bestehen meist aus Wiederholungen des bereits Bekannten. Es wäre deshalb überflüssig, diese Veröffentlichungen hier sämtlich zu zitieren.

Größere, mit Abbildungen versehene Arbeiten, die sich mit der inneren Anatomie befassen, gibt es nur wenige. Die grundlegende Arbeit für die Kenntnis der Zeckenorganisation ist die PAGENSTECHERS, »Beiträge zur Anatomie der Milben« betitelt. Diese ist, obwohl nur mit Präparierbesteck und Präparierlupe angefertigt, mit solcher Genauigkeit und Gründlichkeit durchgeführt, daß sie die Bewunderung herausfordert. Er behandelt unsre einheimische Zecke *Ixodes ricinus*. Über die Anatomie von *Boophilus annulatus* hat S. R. WILLIAMS eine Arbeit veröffentlicht, welche die Abweichungen dieses Tieres im Bau von *Ixodes ricinus* darstellt. WILLIAMS wollte auch auf die Histologie der Zecke eingehen, aber da er es nicht möglich machen konnte, die harten Chitintiere zu schneiden, so benutzte er altes Museumsmaterial, von dem sich nach jahrelanger Einwirkung des Alkohols das äußere Chitin von dem festen Ballen, den der Weichkörper nun bildet, ablösen läßt. Der Weichkörper ließ sich jetzt freilich in Schnitte zerlegen, aber diese Schnitte ergaben nur wenig Aufschlüsse über den feineren Bau der Organe, wie dies bei altem Alkoholmaterial der Fall zu sein pflegt.

Eine eingehende Arbeit über die äußere und innere Anatomie von *Ornithodorus savignyi* ist von dem indischen Arzt CHRISTOPHERS veröffentlicht worden. Er hat durch Präparation die Organe dieser sehr großen Zecke freigelegt, sie beschrieben und abgebildet. Er hat auch die Gewebe der Organe zu charakterisieren versucht, doch reichten meist seine histologischen Methoden dazu nicht aus. Er behandelt vergleichsweise auch die Zecken *Rhipicephalus* und *Hyalomma*.

Der erste, der wirklich die feinere Histologie der einzelnen Organsysteme nach ausgezeichneten Schnitten mit guten Zeichnungen dargestellt hat, ist E. NORDENSKIÖLD in seiner Arbeit »Zur Anatomie und Histologie von *Ixodes reduvius*«. Der Wert dieser Darstellung wird dadurch beeinträchtigt, daß E. NORDENSKIÖLD nur einen Entwicklungszustand untersucht hat, ohne zu wissen, daß die einzelnen Gewebe in den verschiedenen Zuständen des Tieres sehr verschieden aussehen können. Soweit ich aus den Abbildungen schließen kann — angegeben ist es im Text und in der Figurenerklärung nicht —, hat er stets frisch vom Wirt abgefallene Weibchen geschnitten, in der Meinung, fertige Tiere vor sich zu haben, während in diesem Stadium einige Organe des Tieres noch gar nicht voll entwickelt sind, sondern erst mit Beginn der Eiablage, 2—3 Wochen später. Auch die übrigen Organe des Tieres erleiden in den verschiedenen Ernährungsphasen mannigfache Veränderungen.

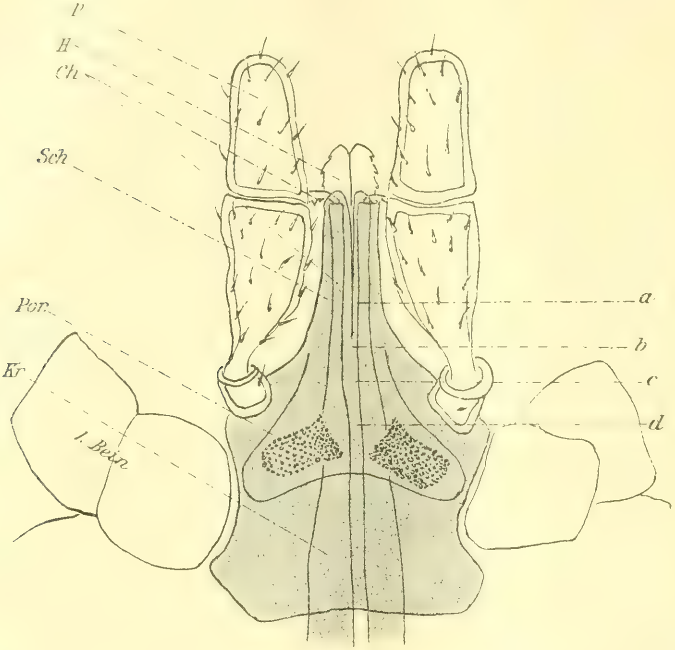
Ich hoffe, daß mir bei Durchsicht der mir zugänglichen Literatur nichts Wichtiges entgangen ist. Ich gehe nun zur Darstellung meiner eignen Untersuchungen über und werde am Ende jedes Abschnittes, der ein Organsystem behandelt, die darüber gemachten Angaben aus den genannten Werken heranziehen. Außerdem sollen an diesen Stellen die anderwärts verstreuten Mitteilungen berücksichtigt werden, sofern sie Beiträge zur inneren Anatomie oder zu den von mir behandelten biologischen Fragen enthalten.

II. Verdauungstractus.

a. Mundhöhle und Oesophagus.

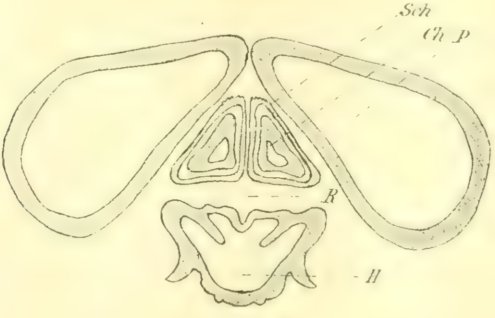
In die eigentliche Mundhöhle der Zecken führt ein Rohr, das von den Mundwerkzeugen gebildet wird. Das Dach des Rohres bildet die Chelicerenscheide (*Sch* in Textfig. 1 u. 2), welche die Cheliceren (*Ch*) umkleidet und entwicklungsgeschichtlich aus der Basis der Pedipalpen hervorgeht. Den Boden des Rohres bildet die Unterlippe oder das Hypostom (*H*). Diese Teile werden gemeinsam als Rüssel bezeichnet. Die beiden Seiten des vom Rüssel gebildeten, platten Rohres sind offen (*R* in Textfig. 2). Im freilebenden Zustand liegen dem Rüssel zum Schutz die Pedipalpen dicht an (*P* in Textfig. 1 u. 2), wie dies auf einem Querschnitt (Textfig. 2) durch den Rüssel eines freilebenden Weibchens zu sehen ist, auch schon in einem Aufsichtsbild, wie es Textfig. 1 darstellt, auf welchem die Mundwerkzeuge des Weibchens und der sich an sie anschließende Abschnitt, der bis zum Rande des Schildchens reichende Kragen (*Kr*) abgebildet sind. Bohrt sich die Zecke ein, so werden die Pedipalpen zur Seite gelegt. Dagegen umgibt jetzt den Rüssel eng die durchbohrte Haut des Wirtstieres und schließt das zuvor offene Rohr an den Seiten ab.

Legen wir nun einen Querschnitt durch die Basis des Rüssels, auf der Höhe der Linie *b* in Textfig. 1, so haben wir eine vollständig geschlossene Mundhöhle vor uns (*M* in Textfig. 3), die dadurch zustande gekommen ist, daß die beiden Chelicerenscheiden (*Sch*) unter sich in der Mittellinie und mit dem Hypostom (*H*) seitlich zu einem Ring verschmolzen sind. Die Mundhöhle hat die Form eines abgeplatteten Rohres, das in der Mittellinie dorsal- und ventralwärts erweitert ist.



Textfig. 1.

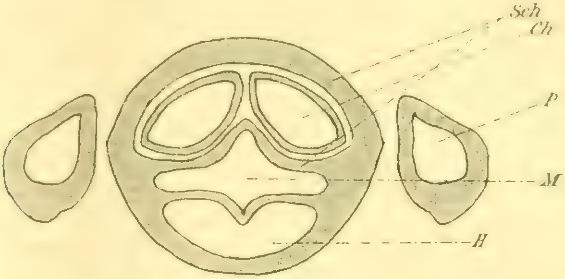
Aufsichtsbild von den Mundwerkzeugen und dem Kragen eines freilebenden Weibchens. 20 × vergr. (schematisch). *P*, Pedipalpen; *H*, Hypostom; *Ch*, Cheliceren; *Sch*, Chelicerenscheide; *Por*, Porenfeld; *Kr*, Kragen.



Textfig. 2.

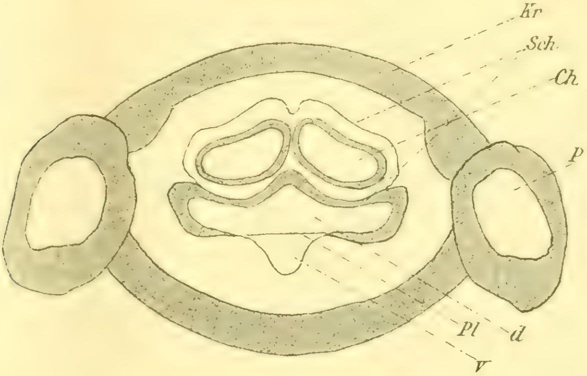
Querschnitt durch den Rüssel eines freilebenden Weibchens, geführt auf der Höhe der Linie *a* auf Textfig. 1. 30 × vergr. (schematisch). Bezeichnungen wie Textfig. 1. *R*, Mundrohr.

Legen wir einen Querschnitt auf der Höhe der Linie *c* in Textfig. 1 (Textfig. 4), der bereits seitlich das erste Palpenglied trifft, so finden wir den ganzen Mundhöhlenapparat von der äußeren Körperhaut, dem sogenannten Kragen, überdeckt. Das Hypostom hat sich in die ventrale Mundhöhlenwand und die ventrale Körperwand geteilt. Die ventrale Mundhöhlenwand hat sich in der Mittellinie noch tiefer ausgebuchtet, und der dadurch entstandene ventrale Raum (*v*) ist von dem dorsalen Rohr (*d*) durch eine dünne Chitinplatte (*Pl*) abgetrennt, die links und rechts der ventralen Rohrwand lose aufliegt.



Textfig. 3.

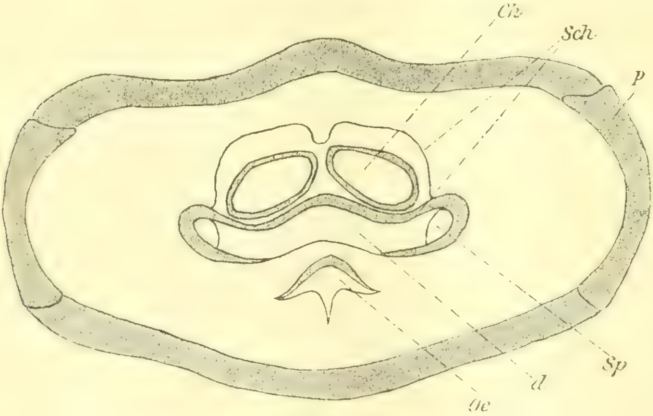
Querschnitt durch die Rüsselbasis eines freilebenden Weibchens, geführt auf der Linie *b* in Textfigur 1. 30 × vergr. (schematisch). Bezeichnungen wie Textfig. 1. *M.* Mundhöhle.



Textfig. 4.

Querschnitt durch den Kragen eines freilebenden Weibchens, geführt auf der Linie *c* in Textfig. 1. 30 × vergr. (schematisch). Bezeichnungen wie Textfig. 1. *Kr.* Kragen; *d.* dorsale Mundhöhle; *Pl.* elastische Platte; *V.* ventrale Mundhöhle.

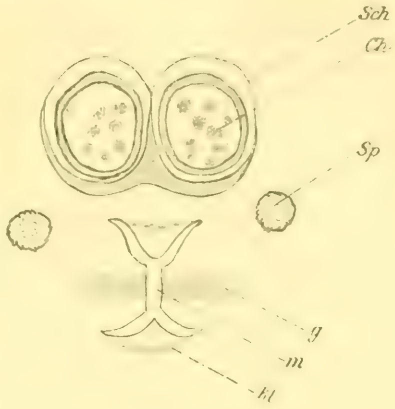
Die Lage der dorsalen Höhle zur ventralen wird am besten durch einen Sagittalschnitt veranschaulicht, der parallel zur Medianebene und ungefähr 40 μ von ihr entfernt geführt ist. Er ist auf Fig. 1 dargestellt. Ganz rechts im Bilde ist die ungeteilte Mundhöhle (*M*) als langes Rohr getroffen, begrenzt von der Chelicerenscheide (*Sch*) und vom Hypostom (*H*). Sodann teilt sich das Rohr in zwei Hohlräume, einen großen dorsalen (*d*) und einen kleinen ventralen (*v*). Beide werden durch eine elastische Platte voneinander getrennt, die sich als Fortsetzung der ventralen Wand des dorsalen Rohres darstellt und hier nicht wie auf Textfig. 4 der ventralen Höhle dicht aufliegt, sondern der dorsalen Wand genähert ist. Betrachten wir noch ein weiteres Querschnittsbild, auf der Höhe der Linie *d* in Textfig. 1 gelegen, so sehen wir, daß am Ende der dorsalen Höhle links und rechts der Speicheldrüsengang mündet (*Sp* in Textfig. 5). Die dorsale Höhle wäre also als Speichelhöhle zu bezeichnen. Die elastische Platte wird durch austretenden Speichel nach unten gedrückt und schließt so die ventrale Höhle gegen die Speichelhöhle ab.



Textfig. 5.

Querschnitt durch den Kragen eines freilebenden Weibchens, geführt auf der Höhe der Linie *d* in Textfig. 1. 30 × vergr. (schematisch). Bezeichnungen wie Textfig. 1 und 4. *Sp*, Mündung des Speicheldrüsenganges; *Oe*, Anschnitt des Oesophagus (Saugorgan).

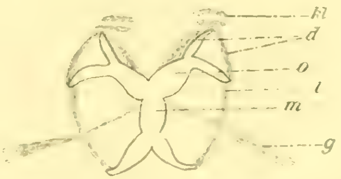
Aus der ventralen Höhle entspringt der Oesophagus, der aus zwei vollständig verschiedenen Abschnitten besteht, aus dem festen Saugorgan und aus dem weichhäutigen Oesophagusteil, der die Ganglienmasse durchsetzt und in den Mitteldarm einmündet. Das Saugorgan der Zecke steht senkrecht auf der ventralen Wand des ventralen Mundhöhlenabschnittes und besteht aus einem heberartig gebogenen Rohr (*h*) und einem darauf sitzenden, geraden Rohr (*g*), wie dies Fig. 1 veranschaulicht. Das heberartige Rohr ist am Anfang im Querschnitt schwach hufeisenförmig nach rückwärts gebogen. Die hintere, später dorsale Wand desselben besteht aus hartem Chitin von gelber Eigenfarbe und ist mit Längsreihen ganz feiner Häkchen besetzt. Die vordere, später ventrale Wand besteht aus elastischem Chitin, das sich mit Thiazinrot dunkelrot färbt. Von der elastischen Wand ziehen Muskeln zur ventralen Körperwand (*m* auf Fig. 1), die den Innenraum vergrößern können. Hinter der Umbiegestelle hat das Saugorgan einen Querschnitt von der Form eines **X** aus elastischem Chitin (Textfig. 6). Beim Übergang in das gerade gestreckte Rohr erweitert es sich, und die Querschnittsform kompliziert sich dadurch, daß die beiden dorsalen Hörner des **X** sich nochmals verzweigen (Textfig. 7).



Textfig. 6.

Querschnitt durch das Ende des heberartigen Saugrohres eines Weibchens. 30 × vergr. *Sch*, Chelicerenscheide; *Ch*, Cheliceren; *Sp*, Speicheldrüsengang; *m*, mittleres Saugrohr; *g*, großer Saugmuskel; *kl*, kleine Saugmuskeln.

Vom letzten Abschnitt des heberartigen Rohres bis zum Ende des gestreckten Rohres wechseln an dem Oesophagus zwei Gruppen von Muskeln regelmäßig miteinander ab, die diesen Abschnitt zum Saugorgan gestalten. Die erste Muskelgruppe ist auf Textfigur 6 dargestellt. Sie besteht aus einem starken Muskel (*g*) jederseits, der an der Mittelwand des Rohres und an der äußeren Körperhaut angeheftet ist, und aus zwei kleinen Muskeln (*kl*), welche die beiden dorsalen und die beiden ventralen Hörner unter sich verbinden. Sind vier dorsale Hörner vorhanden, so nähern die Muskeln alle vier der Mittellinie. Jedenfalls bewirken die Muskeln dieser Gruppe ein Öffnen des mittleren Rohres (*m*). Die zweite Gruppe von Muskeln ist auf Fig. 7 dargestellt, wo auch die großen (*g*) und kleinen (*kl*) Muskeln der ersten Gruppe noch teilweise angeschnitten sind. Die seitlichen Muskeln (*l*) nähern das untere dorsale Horn links und rechts dem zugehörigen ventralen. Die dorsalen Muskeln (*d*) setzen an den unteren dorsalen Hörnern an und ziehen zur dorsalen Wand des oberen Rohres, so daß sie dieses heben können. Es ergibt nun ein Blick auf die



Textfig. 7.

Querschnitt durch das gestreckte Saugrohr eines Weibchens. 30 × vergr. Bezeichnungen wie Textfig. 6. *o*, oberes Saugrohr; *d*, dorsale Saugmuskeln; *l*, laterale Saugmuskeln.

Textfiguren, daß die Muskeln *kl* der ersten und *d* der zweiten Gruppe, ebenso wie *g* der ersten und *l* der zweiten Gruppe Antagonisten sind, also nur nacheinander in Funktion treten können. Hiernach kann man sich den Saugvorgang gut vorstellen. Haben die Muskeln der ersten Gruppe das mittlere Rohr geöffnet und dadurch einen luftverdünnten Raum geschaffen, in den das Blut einströmt, so ist gleichzeitig das obere Rohr bis auf einen Spalt geschlossen. Lassen die Muskeln nach, so üben die elastischen Wände des Rohres einen Druck auf das Blut aus und ein kleiner Teil desselben tritt am hinteren Ende des gestreckten Rohres in den zweiten Oesophagusabschnitt über. Wird nun das obere Rohr geöffnet, und zwar von hinten her beginnend, so muß das gepreßte Blut in dieses übertreten, dabei nach hinten und oben steigen. Dabei ist das mittlere Rohr bis auf einen Spalt zusammengedrückt worden, kann nun seinerseits wieder geöffnet werden und so fort.

Der zweite, weichhäutige Abschnitt des Oesophagus beginnt mit einer Erweiterung (*E* in Fig. 1), durchsetzt **S**-förmig gebogen die Ganglienmasse der Zecke und mündet in den Mitteldarm ein. Während an Mundwerkzeugen, Mundhöhle und Saugorgane die zelligen Elemente, die das Chitin gebildet haben, nur als dünner Überzug desselben erhalten geblieben waren, sind hier die Zellen der Wandung deutlich sichtbar und ziemlich hoch (*Z* in Fig. 15). Sie sind nach innen zu von einer feinen, gefältelten Chitinintima überzogen. Nach außen umgibt sie eine nicht eben dicke Lage von Ringmuskeln (*R*). Der Oesophagus ist in den Mitteldarm fernrohrartig eingeschoben.

Die Mundhöhle und der Oesophagus sind von Pagenstecher unrichtig beschrieben worden, und zwar die erstere als glockenförmiges Gebilde, an das sich eine komplizierte Saugmuskulatur ansetzt, der letztere als muskulöser Schlauch. Diese Beschreibung ist verschiedentlich übernommen worden. Wie Pagenstecher zu der Vorstellung von einer glockenförmigen Mundhöhle kam, ist leicht zu verstehen, wenn man bedenkt, daß er nur über die Präpariermethode verfügte. Er hat so den ganzen Mundhöhlenring herausgeschält, dessen größten Teil, wie dies auf Textfig. 4 und 5 zu sehen ist, die Cheliceren (*Ch*) einnehmen. Weniger zu verstehen ist, wie er hier eine komplizierte Saugmuskulatur sehen konnte, da an dem ganzen Mundhöhlenring außen nur ein Paar Muskeln ansetzen, und zwar an der starken Seitenwand der Speichelhöhle zwei Muskeln, die zum Bewegungsapparat der Pedipalpen gehören. Am wenigsten ist es zu verstehen, wie E. Nordenskiöld, der über moderne Schnittmethode verfügte, diese ganze Beschreibung aufnehmen konnte, mit dem Zusatz, daß sie richtig dargestellt sei, also so, als habe er sie nachgeprüft. Er beschreibt sodann den Bau des zweiten Oesophagusabschnittes als den Bau »des Oesophagus«.

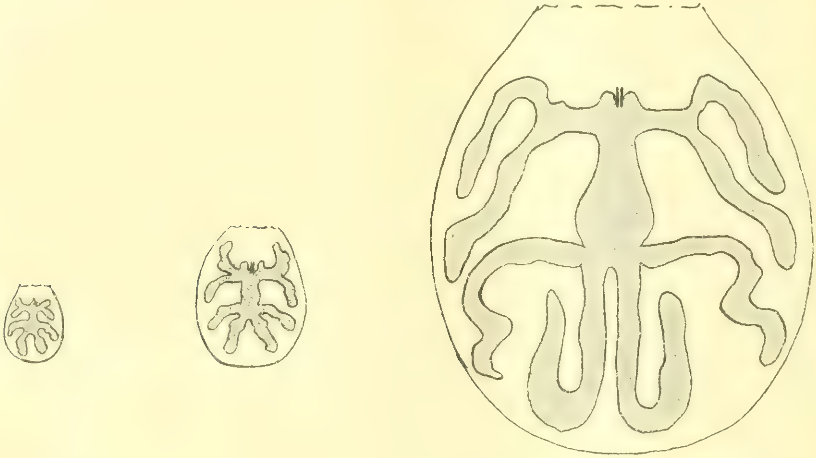
Bei einem Vertreter der Argasinae, bei *Ornithodorus savignyi*, hat Christophers die Mundhöhle und den Saugapparat des Oesophagus beschrieben. Nach ihm besteht die Mundhöhle bei *Ornithodorus* aus einer offenen Rinne und einer tiefen Tasche, an deren Ende die Speicheldrüsen münden und an deren ventraler Fläche der Oesophagus unter einer ihn überdeckenden Platte entspringt. Das Saugrohr hat bei *Ornithodorus* im Querschnitt die Form eines Dreiecks, dessen Spitzen gespalten sind. Christophers bildet an ihm nur Muskulatur ab, die von der Seitenwand des Saugrohres zur Körperwand zieht. Er meint, daß sich das Saugorgan ziehharmonikagleich öffne und schließe. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß das Saugorgan der Argasinae wirklich einfacher gebildet ist als das der Ixodinae, da die ersteren nur kurze Zeit saugen und dem Wirtstier flach anliegen, während die letzteren lange Zeit saugen und, wenn sie eingebohrt sind, vom Wirtstier senkrecht abstehen.

In einer Arbeit von Nuttall, Cooper und Smedley über die Mundwerkzeuge von *Haemophysalis punctata*, also einem Vertreter der Ixodinae, ist bereits darauf hingewiesen worden, daß Pagenstechers Beschreibung unrichtig sei, daß die Mundhöhle in zwei Hälften zerfällt, daß im Oesophagus das Saugorgan liege. Da diese Arbeit sehr kurz gefaßt ist und ihr keine Figuren beigegeben sind, so ist es schwer zu entscheiden, ob die Verfasser die Verhältnisse so gesehen haben, wie ich sie in obigem für *Ixodes ricinus* dargestellt habe. Sie sprechen beim Saugorgan von Öffnern und Schließermuskeln, während bei *Ixodes* sicher jeder Muskel einen Teil des Saugorgans öffnet, also keiner als Schließmuskel zu bezeichnen wäre.

b. Mitteldarm und Enddarm.

Der Mitteldarm von *Ixodes ricinus* besteht aus einem mittleren Sack, an dessen Ende ventral der Enddarm als kugelige Blase aufsitzt. Der Sack gibt vorn jederseits einen Seitenast ab, von dem zwei Blindschläuche ausgehen. Am hinteren Ende, kurz vor dem Ansatz des Enddarmes gehen vier Blindsäcke aus dem mittleren Teil hervor. Die Lage der Blindschläuche ist auf Textfig. 8 vom Rücken gesehen dargestellt, und zwar bei Larve, Nymphe und Weibchen. Larve und Nymphe unterscheiden sich vom Weibchen dadurch, daß der vordere Blindsack bei ihnen nach vorn umbiegt und den Raum einnimmt, der beim Weibchen von der Subscutaldrüse in Anspruch genommen wird. Die Blindsäcke des Weibchens sind durch Präparation ein wenig auseinander gelegt.

Was nun den histologischen Bau des Mitteldarmes anbelangt, so haben bereits E. Nordenskiöld u. S. R. Christophers berichtet, daß er aus einer einfachen Lage von Darmzellen besteht, die auf einer Basalmembran ruhen, und diese wiederum ist von einem feinen Muskelgeflecht umgeben. Die Darmzellen sind schmal und hoch cylindrisch im Bereich der Falte (*F* in Fig. 1), welche die Einmündungsstelle des Oesophagus umgibt. Sie flachen außerhalb derselben ab und gehen bald in das einheitliche Darmepithel über, das in gleicher Weise das mittlere Rohr und die Blindsäcke auskleidet. Dieses Epithel bietet in den verschiedenen Füllungszuständen ein sehr verschiedenartiges Bild dar, und zwar sind die Veränderungen bei Larve, Nymphe und Weibchen die gleichen, so daß ich sie zugleich bei Larve und Nymphe charakterisiere, wenn ich sie beim Weibchen beschreibe.



Textfig. 8.

Mitteldarm von Larve, Nymphe und Weibchen, vom Rücken gesehen, in mäßig gefülltem Zustande. 10 × vergr. (schematisch)

Schneiden wir den Mitteldarm eines frisch gehäuteten Weibchens, das bereits mehrmals braune Klumpen durch den After abgesetzt hat, so finden wir ein gleichartiges Epithel und dazwischen vereinzelt tiefbraune Zellen, von denen eine auf Fig. 2 im Lumen liegt. Von der Bedeutung dieser Zellen, sowie der zuvor erwähnten, braunen Klumpen soll erst später gesprochen werden. Wenn wir das übrige Darmepithel betrachten, so sehen wir, daß die Zellen zwar unregelmäßig geformt, aber gleichartig strukturiert sind. Alle sind wohl begrenzt, enthalten einen kleinen, dunkel gefärbten Kern (*K*), von dem wenige zarte Plasmagerüstfäden oder Linien ausgehen und das spärliche, feinkörnige Protoplasma durchziehen. Das Auffallende an diesen Zellen ist, daß sie dicht mit Nährkugeln (*N*) durchsetzt sind. Diese Kugeln haben ungefärbt ein gelbliches Aussehen, sind opak und bestehen aus einer geformten Masse. Nach Behandlung mit Eisenhämatoxylin erscheinen sie schwarz. Diese Kugeln sind die Reste der vorigen Mahlzeit, die beim Weibchen 2 Monate zurückliegt. Von ihnen nährt sich das Tier einige Zeit, während sein Chitin erhärtet und seine Ovarien reifen.

Betrachten wir nun den Darm des hungrigen, befruchteten Weibchens, das auf Beute lauert, so sehen wir, daß der beschriebene, fettartige Nährvorrat bis auf wenige Kugeln (*N* in Fig. 3) aufgebraucht ist. Der ganze Darm ist in sich zusammengesunken, wodurch sich die Basalmembran (*B*) gefaltet hat. Die Zellen sind klein und enthalten große Hohlräume. Der Kern (*K*) ist hell geworden, enthält also nur wenig Chromatin, das hauptsächlich an seiner Peripherie angeordnet ist. Der runde Nucleolus, den im vorigen Stadium das dichte Chromatin überdeckte, ist hier sichtbar geworden.

Findet nun das Weibchen Gelegenheit, sich einem Wirtstier anzuheften, so strömt dessen Blut in den Mitteldarm ein und dehnt dessen Wandung so sehr aus, daß die Zellen der Darmwand nur noch als ein platter Belag erscheinen. Noch bevor das Tier seinen Wirt verläßt, beginnt der Verdauungsvorgang. Um die Darstellung dieses komplizierten Vorganges einfacher zu gestalten, habe ich zur schriftlichen und zeichnerischen Wiedergabe Präparate gewählt, die nach einer einheitlichen Methode gefärbt waren, und zwar mit Thiazinrot-Toluidinblau, und möchte mich nun einfach auf die damit erzielten Farbedifferenzen beziehen, ohne jedesmal die Färbemethode anzuführen.

Der Verdauungsvorgang beginnt damit, daß die Zellen höher werden, blaue Plasmafibrillen in großer Zahl ausbilden, und daß einzelne Zellen sich tief in die Blutmasse hinein verwölben, die dann reich an großen Vacuolen sind. Dieses Stadium ist von E. Nordenskiöld abgebildet worden. Auf diesem Stadium müssen die Mitteldarmzellen secretorisch tätig sein: denn das Blut, das beim Verlassen des Wirtstieres noch aus regellosen Plättchen, Kristallen und unveränderten roten Blutkörpern bestand, ist nach wenigen Tagen in eine gleichförmige Flüssigkeit umgewandelt, die nur noch Reste von Blutkörpern enthält. Nach wieder einigen Tagen sind auch diese verschwunden. In der Folgezeit verändert sich das Blut im Darmlumen nicht mehr. Es bleibt stets flüssig und hat im frischen Zustand eine tief braunrote Farbe, die bei der Konservierung durch Alkohol ausgezogen wird. Im Präparat stellt sich das umgewandelte Blut als gleichmäßig feinkörnige Masse dar, die sich rot färbt.

Mit dieser Umwandlung des Blutes hat die secretorische Tätigkeit des Darmes ihr Ende erreicht und die resorbierende beginnt. Die zuvor erwähnten, weit vorgewölbten Zellen nehmen an Zahl und Umfang zu, so daß der Unterschied zwischen ihnen und den dazwischen liegenden, kleinen Zellen ein sehr scharfer wird und das Epithel aus zwei Zellarten zusammengesetzt zu sein scheint (Fig. 4). Dieser Gegensatz ist tatsächlich nur ein scheinbarer, denn die kleinen Zellen (*kl*) sind die Ersatzzellen für die großen (*gr*), resorbierenden. Die kleinen Zellen färben sich tief dunkelblau, d. h. das sie ganz erfüllende Netzwerk starker Fibrillen (*F*), das unregelmäßige, vacuolenartige Räume zwischen sich faßt. Den Fibrillen sitzen stellenweise große Körner auf. Der Kern (*K*) besitzt wie bei allen Mitteldarmzellen eine zarte Kernmembran und einen sehr großen Nucleolus. Das Chromatin der Kerne der kleinen Zellen (K_1) ist grobkörnig. Bei den großen Zellen liegen die Kerne meist in ihrer oberen Hälfte (K_3), sind etwas kleiner und haben feinkörniges Chromatin. Das Plasma der großen Zellen besteht aus einem gleichmäßigen, feinen Wabenwerk, das sich blaßrosa färbt. In der Mitte der Fig. 4 liegt eine Zelle (*Z*), die sich aus einer dunklen, kleinen in eine große, helle umzuwandeln im Begriff steht. Sie hat sich ein wenig vorgewölbt, und die dem Lumen zugekehrte Spitze zeigt bereits das rosa Wabenwerk, während an der Basis der Zelle noch dicke blaue Fibrillen liegen. Der Kern (K_2) ist ebenfalls vorgerückt und hat bei der Umbildung eine sehr regelmäßige Form angenommen. Der Nucleolus hat seine Substanz aufgelockert und dadurch um das Doppelte an Größe zugenommen. Um den Nucleolus herum haben sich die Kernfäden sonnenblumenartig angeordnet. Ihnen sitzen kugelrunde Chromatinkörner auf. Bei Tieren, die sich gerade in diesem Stadium befinden, kann man auf jedem Schnitt eine solche sich umwandelnde Zelle finden. Nach innen zu haben die Zellen eine fortlaufende Intima (*I*) ausgebildet, auf welche sich die gut ausgebildeten Zellgrenzen nicht fortsetzen.

Der Beginn der resorbierenden Tätigkeit der großen Zellen äußert sich darin, daß in ihnen rote, opake Kugeln (*r* in Fig. 4) von verschiedener Größe auftreten, die genau die Farbe des im Darmlumen liegenden Blutes haben. Von diesen Kugeln können die Zellen so viele aufnehmen, daß sie ganz davon erfüllt erscheinen, oder die Umwandlung der roten Kugeln kann beginnen, bevor dieses Stadium der Füllung erreicht ist.

Die Umwandlung besteht darin, daß die roten Kugeln in wasserhelle Tröpfchen zerfallen, die sich intensiv hellblau färben. Auf Fig. 5 ist eine Zelle ganz mit blauen Tröpfchen (*bl*) erfüllt dargestellt. Das Wabenwerk des Protoplasmas ist bei dieser Umwandlung stark zurückgetreten. Es ist nur im basalen Teil der Zelle deutlich erhalten. Einige längs verlaufende Gerüstfäden treten hervor. Bei einigen Tieren verläuft die Verdauung so etappenweise, daß nun auf diesem Stadium alle Zellen mit blauen Tröpfchen erfüllt sind. Diese Tiere sind natürlich für das Studium der Vorgänge sehr geeignet. Meist aber gehen die einzelnen Phasen der Verdauung durcheinander: während der Umwandlung der roten Kugeln in blaue Tropfen werden an der Oberfläche wieder neue rote Kugeln aufgenommen. Dabei müssen die Zellen dem zurückweichenden Blute nachwachsen, so daß sie an der Basis nur noch mit einem dünnen Fuß auf der Basalmembran sitzen (vgl. Fig. 6). Da außerdem immer mehr resorbierende Zellen gebildet werden müssen, so schreiten die kleinen Zellen zur Vermehrung.

Es treten mit einem Male an der Basis des Epithels viele schlanke Zellen auf, deren Kerne zwei, zuweilen auch vier Nucleoli haben. Vereinzelt findet sich ein hantelförmiger Nucleolus, der sich als Vorstufe der zwei Nucleoli auffassen ließe. Kerne mit zwei Nucleoli können sich in die Länge strecken, die Nucleoli rücken auseinander, und der Kern beginnt sich durchzuschnüren (*T* in Fig. 5). Die neugebildeten Zellen haben nur wenig unregelmäßig angeordnetes Protoplasma. An ihrer Basis liegen blaue Fibrillen (*F*), was mich annehmen läßt, daß sie aus der Teilung der blauen fibrillären Zellen hervorgegangen sind, von denen in diesem Stadium nur noch ganz wenige erhalten sind. Eine solche liegt dunkel gefärbt in Fig. 5 in der Mitte der basalen Zellen. Die Aufteilung einer solchen Zelle habe ich nicht direkt beobachten können. Jedenfalls kommen die neugebildeten Zellen nicht wie bei den Insekten von einem Imaginalring her: die um die Einmündung des Oesophagus gelegenen Zellen beteiligen sich nicht bei den Teilungsvorgängen. Die neugebildeten Zellen wachsen entweder zu resorbierenden heran (*Z* in Fig. 5) und bilden das rosa Wabenwerk im Plasma aus, oder sie bleiben basale Zellen und häufen in sich Fibrillen an, so daß sie bald den ersten blauen Zellen wieder gleichen (*kl* in Fig. 7).

Wenden wir nun unsre Aufmerksamkeit wieder den eigentlichen Verdauungsvorgängen zu, die wir so weit verfolgt hatten, daß sich aus den roten Kugeln (*r* in Fig. 6) blaue helle Tröpfchen (bl_1) gebildet hatten.

Diese Tropfen verändern nun ihre chemische Beschaffenheit und damit ihr Brechungsvermögen, so daß im mikroskopischen Bild ein dunkler Ring in ihnen auftritt (*bl_2*). Zugleich mit dieser Erscheinung zeigen sich unverdauliche Abbauprodukte im Zellplasma, nämlich winzig kleine, schwarze Körnchen und Stäbchen (*e*), die sich aus dem Plasma in grünen Bläschen ansammeln und diese so erfüllen, daß sie zu festen, braunschwarzen Kügelchen werden. Sie sind als Excrete der Verdauungszellen aufzufassen. Die veränderten blauen Tröpfchen sind dabei in Nährkugeln von gelber Eigenfarbe übergegangen. Diese sind in Fig. 6 bereits an das Blut des Körpers abgegeben worden, wo sie zum Aufbau des Dotters gebraucht werden. Es sind nur noch die Vacuolen (*V*) übrig geblieben, in denen sie sich gebildet haben. Dagegen sind in Fig. 7 bei *N* Nährkugeln in einer resorbierenden Zelle zu sehen.

Während dieser Vorgänge nimmt die Zelle an ihrer Oberfläche fortwährend neues Blut auf. In alten Verdauungszellen wird es sehr schwer, die eben beschriebenen Stadien zu verfolgen, da die schwarzen Excretkörner rasch an Zahl zunehmen und bald die ganze Zelle bedecken, die immer dem rückweichenden Blute nachwächst und dabei abenteuerliche Formen annehmen kann (*Z* in Fig. 7). Ist schließlich alles Blut von den Zellen aufgenommen worden, so quillt die Intima der Zellen stark auf und löst sich allmählich ab (*I* in Fig. 7). Sie liegt dann als geschlängeltes Band im Lumen des Darmes und erinnert in ihrer Erscheinungsweise sehr an die Membran peritrophique im Insektenmitteldarm, von der neuerdings bei *Chrysopa* nachgewiesen wurde, daß sie sich von den Mitteldarmzellen ablöst.

Durch die Abstoßung der Intima ist der feste Verband der Mitteldarmzellen im Zeckendarm gelöst, und diejenigen von den resorbierenden Zellen, die ihre Nährkugeln an das Blut abgegeben haben und nur noch Excrete enthalten, werden abgestoßen (Z_1 in Fig. 7). Der blasse Kern (*K*) ist zwischen den Excretkugeln schwer aufzufinden, aber stets vorhanden. Zellen, die noch Nährkugeln (*N*) enthalten, bleiben im Verbande. Die übrigen bilden im nächsten Stadium im Darmlumen zusammen mit der abgestoßenen Intima einen nicht mehr entwirrbaren schwarzen Klumpen. Dieser Klumpen bleibt beim eierlegenden Weibchen im Darmlumen liegen, da das Weibchen in diesem Stadium seinem Ende nahe ist. Anders verläuft der Vorgang bei Larven und Nymphen. Hier wird von dem Verwandlungsprodukt des genossenen Blutes, von den Nährkugeln, nur wenig an das Blut abgegeben. Die Hauptmasse derselben wird von den basalen kleinen Zellen aufgenommen. Nach der Häutung des Tieres werden, wie bereits erwähnt, aus dem After mehrmals braune Klumpen abgegeben. Die Untersuchung dieser Klumpen ergibt, daß sie aus der abgestoßenen Intima und aus den mit Excreten gefüllten, resorbierenden Darmzellen bestehen. Es bleiben in der Wandung des Darmes nur die mit Nährkugeln erfüllten kleinen Zellen zurück, mit denen wir unsre Besprechung begannen (Fig. 2). Dazwischen liegen ganz vereinzelt abgelöste oder nicht ganz abgelöste, mit Excreten beladene Zellen. Eine solche Zelle ist die zu Anfang bereits erwähnte, schwarzbraune Zelle, die in Fig. 2 vorn frei im Lumen des Darmes liegt. Bei *Rhipicephalus sanguineus*, wo die einzelnen Häutungen schneller aufeinander folgen, sieht man zwischen dem frisch aufgenommenen Blute noch abgestoßene, vollständige, kernführende Zellen, meist mit den Excreten der vorigen Mahlzeit liegen. Es beginnt also bei den Ixodinae die Mitteldarmzelle ihre Tätigkeit als Nährkugeln führende Speicherzelle und endet als excretbeladene resorbierende Zelle. Nur die zuletzt gebildeten Zellen des Weibchens gelangen nicht zur Funktion. Bei den Argasinae, wo viele kurze Mahlzeiten stattfinden, wird der Vorgang wohl nicht so geregelt verlaufen.

Was nun die über den Verdauungsvorgang bei Zecken vorhandene Literatur anbelangt, so hatte ich bereits die Arbeit NORDENSKIÖLDS erwähnt, der sich auf die Wiedergabe eines Stadiums beschränkt und aus diesem unter Heranziehung der Speicheldrüsen einen hypothetischen Verdauungsvorgang konstruiert.

Eingehender, aber ohne die feinen histologischen Hilfsmittel, ist der Vorgang von BATELLI, WILLIAMS und CHRISTOPHERS beobachtet worden. BATELLI sah im Mitteldarm der Zecken kleine, cylindrische und große, vorgewölbte Zellen. Er nahm richtig an, daß die großen sich aus den kleinen bilden. Die großen enthielten »Fettkugeln«, später Pigmentkörner, die er nach dem Vorgange von PAGENSTECHER als Leberkörner auffaßt. PAGENSTECHER hatte nämlich bereits die schwarzen Zellen gesehen und, da er ihre Excrete für Leberpigment hielt, sie Leberzellen genannt. Er hatte irrigerweise angenommen, daß sich diese Zellen nur in den Blindsäcken fänden. BATELLI sah sie im ganzen Mitteldarm, er sah auch ihre Abstoßung und faßte den Vorgang so auf, daß die Zellen ein pankreatisches Secret absondern und dabei zugrunde gehen.

WILLIAMS sah ebenfalls bei *Boophilus annulatus* die großen und die kleinen Zellen im Mitteldarm. Er will die kleinen Zellen ihrer starken Färbbarkeit und Vacuolenhaltigkeit wegen als Leberzellen bezeichnet wissen. Seine Angaben sind nur spärlich. Christophers hat den Mitteldarm von *Ornithodorus* geöffnet. Er fand ein einfaches Zelllager, aus dem sich einzelne besonders große Zellen vorwölbten. In ihnen befanden sich rote Blutkörper (?). Er bemerkte in allen Zellen die braunschwarzen Kügelchen, die er richtig als Reste der letzten Blutverdauung ansieht. Bei Tieren, deren Darm er während der Verdauung untersuchte, fielen ihm Kugeln entgegen, die rote, gelbe und schwarze Granula enthielten. Unter dem Mikroskop entdeckte er in diesen Kugeln einen Kern. Er hielt sie für wandernde Verdauungszellen, denen Beziehungen zum Epithel des Darmes nicht klar seien.

Der Enddarm mit den beiden Malpighischen Gefäßen ist bereits zur Genüge von früheren Autoren dargestellt worden.

III. Speicheldrüse.

Die Speicheldrüse der Zecke ist ein paariges Organ, das links und rechts seitlich in der vorderen Körperhälfte liegt. Es besteht aus Drüsenbläschen und großen einzelligen Drüsen, die um Ausführgänge gelagert sind. Und zwar ist der Aufbau der Drüse bei der Larve derartig, daß an einem unverzweigten Ausführungsgang von vorn beginnend eine große Drüsenzelle mit 3—4 Drüsenbläschen abwechselt. Dieser Wechsel wiederholt sich viermal. Am hintersten Ende spaltet sich der Ausführgang, es sitzen ihm dort sechs Bläschen auf.

Bei der Nymphe ist der Ausführgang verzweigt, und zwar gehen jederseits alternierend drei Nebengänge ab, die sich nach kurzem Verlauf dichotomisch teilen. Diesen Teilästen sitzen die Drüsenbläschen auf, während die großen Drüsenzellen nur am Hauptausführgange angetroffen werden.

Beim erwachsenen Tier hat sich der Hauptausführgang in Nebenäste geteilt, diese teilen sich dichotomisch weiter, und so kommt das Bild einer baumförmigen Verzweigung zustande, wie sie Pagenstecher beim Weibchen dargestellt hat. Den Endästen sitzen die von Pagenstecher und nach ihm von vielen andern Autoren beschriebenen Bläschen auf. Die großen einzelligen Drüsen, die meist übersehen wurden — nur Bonnet beschreibt sie in einer kurzen Notiz —, sitzen beim erwachsenen Tier dem Hauptgang und allen größeren Nebengängen auf.

Die secernierenden Elemente der Speicheldrüse sind immer nur vor dem Saugen und während des Saugens entwickelt. Bei Larve und Nymphe treten sie nach dem Abfallen vom Wirtstier in ein Ruhestadium ein, d. h. sie collabieren, ihre Struktur wird unkenntlich.

Beim erwachsenen Weibchen bilden sie sich sehr bald nach Verlassen des Wirtes völlig zurück, die Zellen zerfallen in Brocken, und schließlich bei Beginn der Eiablage ist von der Speicheldrüse nur noch ein Restkörper übrig (*R* in Fig. 26), der allein an dem stark färbbaren Spiralfaden der zusammengesunkenen Ausführgänge erkannt werden kann.

Vor und während der Saugtätigkeit der Zecke ist die Grundform der großen einzelligen Drüsen die einer schiefen Pyramide, die mit ihrer breiten Basis dem Ausführungsgang aufliegt. Man könnte sie deshalb als Pyramidenzellen bezeichnen. Es kann aber ihre Form durch Abplattung der Spitze und seitliche lappenartige Vorwölbung der Basis recht unregelmäßig werden. Das Plasma der Pyramidenzelle besteht aus einer Randzone und einer Mittelzone. Die Randzone (*R* in Fig. 8) färbt sich mit Pikrinsäure lebhaft gelb. In ihr verlaufen viele zarte, mit Körnchen belegte Fäden vom äußeren Rande der Zelle zur Mittelzone. Beim saugenden Tier liegen zwischen den Fäden viele kleine Vacuolen, deren Inhalt durch die Konservierungsflüssigkeiten ausgezogen zu sein scheint. Die Mittelzone (*M* in Fig. 8) erscheint beim hungrigen Tier als heller, unregelmäßig begrenzter Raum, den nur einige starke Gerüstfäden durchsetzen. Beim saugenden Tier ist die Mittelzone gegen die Randzone scharf abgesetzt, sie scheint prall mit Secret gefüllt zu sein. Auf der Grenze beider Zonen liegen zwei oder drei Kerne (*K*), die rundlich oder wurstförmig gedreht sein können. Sie enthalten einige große, unregelmäßige Chromatinbrocken. An der Basis der Zelle grenzen die die Mittelzone durchsetzenden Fäden einen kugeligen Hohlraum (*H*) ab. Auf Fig. 8 ist bei *F* die Wand desselben angeschnitten, wobei man deutlich deren Aufbau aus Gerüstfäden erkennt. Aus der kugeligen Blase leitet ein enger Kanal das Secret der Pyramidenzelle in den Ausführgang (*A*). Bei der Larve ist der überleitende Kanal sehr kurz (Fig. 8), er wird nur durch das Auftreten zweier Schaltzellen (*Sch*) angedeutet. Bei der Nymphe und beim erwachsenen Tier ist der Kanal länger, da er die stärker chitinisierten Ausführgänge zu durchsetzen hat; er wird dann von mehreren Schaltzellen gebildet.

Der histologische Bau der Drüsenbläschen und der Ausführgänge ist von E. Nordenskiöld beim satten Weibchen eingehend geschildert worden, allerdings die ersteren bereits mit beginnenden Merkmalen der Auflösung (vgl. Zool. Jahrb. Bd. XXV, Taf. XXVI, Fig. 6), die er für Secretabsonderung ansieht. In den Drüsenbläschen finden sich zwei Arten von Zellen, Funduszellen (*F* in Fig. 9) und solche, welche die Mündung des Bläschens umgeben (*M* in Fig. 9). In den Mündungszellen liegen beim saugenden und beim hungrigen Tier große Secretkugeln, die zuweilen noch in ihrer Substanz wie eine Brombeere geformt erscheinen, und die sich mit Orange G lebhaft gelb färben (*S* in Fig. 9). Sie überdecken fast ganz das feine Wabenwerk des Plasmas der Mündungszelle. Die Funduszellen erscheinen beim hungrigen Tier sehr arm an Plasma, nur von wenigen Gerüstfäden ohne Körnchenbelag durchsetzt. Beim saugenden Tier begrenzen diese Fäden zahlreiche Vacuolen, welche die ganze Zelle dicht erfüllen, deren Inhalt sich jedoch nicht färbt oder im Schnitt nicht mehr vorhanden ist. NORDENSKIÖLD, der auf das Vorhandensein zweier Zellarten in den Drüsenbläschen aufmerksam macht, sah auf der Innenfläche der Funduszellen »einen Stäbchensaum angedeutet«, den ich nie habe finden können. Das Plasma der Funduszellen sah er in dem der Auflösung vorhergehenden Stadium der Verdichtung.

Bei der Larve leitet ein zarter Kanal das Secret des Drüsenbläschens in den Speicheldrüsenausführgang hinein. Der Kanal beginnt mit einer Chitinverdickung (*Ch* in Fig. 9) und wird von 3—4 Schaltzellen (*Sch*) gebildet. Bei Nymphe und erwachsenem Tier ist die Chitinverdickung stärker ausgebildet und von NORDENSKIÖLD als Klappenvorrichtung gedeutet, was mir nicht recht einleuchten will. »Die Klappe« sitzt hier direkt einem Endast des verzweigten Hauptganges auf, der ebenso gebaut ist wie dieser. Er besitzt auch ein inneres Chitinrohr, dem außen ein mit Thiazinrot stark färbbarer, elastischer Spiralfaden anliegt, und das von den Matrixzellen wie von einem schmalen Ring umgeben wird. Nur ist der Durchmesser der Endäste sehr viel kleiner als der der Hauptgänge.

Ein Hauptausführungsgang mündet links und rechts in den dorsalen Mundhöhlenabschnitt ein, den ich deshalb als Speichelhöhle bezeichnet habe. Auf einem seitlich von der Mittellinie geführten Sagittalschnitt (Fig. 30) ist die Einmündung eines solchen Ganges zu sehen (*Sp*). Er ist schief angeschnitten, da er in die Ebene des Schnittes hineintritt. Aus der Speichelhöhle fließt der Speichel, nachdem er die bei Besprechung der Mundhöhle erwähnte elastische Platte in der Mitte heruntergedrückt hat, oder an den seitlichen Wandungen des Mundrohres (*M*) entlang direkt in die Wunde ein.

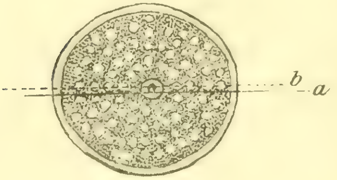
Was nun die eigentliche Funktion der Speicheldrüse anbelangt, so war PAGENSTECHER im Zweifel, ob er die Drüse richtiger Giftdrüse oder Speicheldrüse nennen solle. NORDENSKIÖLD nennt sie geradezu Verdauungsdrüse und deutet die Mündungszellen als Schleimzellen, die

Funduszellen als Fermentzellen, die nach seiner Meinung zum Verdauungsgeschäft nötig sind. Er zieht als Merkmal der Fermentzellen den »angedeuteten« Stäbchensaum und »ergastoplasmatische« Bildungen heran. Dabei verfällt er in den Irrtum, daß er Anschnitte der Pyramidenzellen, die ihm unbekannt geblieben waren, für charakteristische Secretionsphasen der Funduszellen ansieht und auf Fig. 12, Taf. XXVII seiner zuvor zitierten Arbeit abbildet. Nun zeigt der im vorigen Kapitel beschriebene Bau der Mundhöhle deutlich, daß durch die Deckplatte ein Überfließen des Speichels in die Verdauungswege vermieden werden soll. Auch die Tatsache, daß die secretorischen Zellen der Drüse bei der Larve und Nymphe nach dem Saugen in den Ruhezustand treten, beim Weibchen sogar zerfallen, während noch Reste unverdauter roter Blutkörper im Darm liegen, beweist, daß die Speicheldrüsen nicht zur Verdauung, sondern zur Funktion des Saugens in Beziehung stehen. Wenn der Speichel eine Wirkung auf die Blutnahrung ausübt, so muß diese Wirkung bereits außerhalb des Tieres in der Wunde stattfinden. Man weiß nun, daß beim Blutegel ein Ferment der Speicheldrüsen das Gerinnen des Blutes verhindert. Auch im Zeckendarm bleibt das Blut, wie bereits erwähnt, flüssig und hat wie beim Blutegel eine dunkel braunrote Eigenfarbe. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch hier diese Wirkung von dem Secret der Speicheldrüse ausgeht. Dabei ist es für das Tier vorteilhafter, wenn die Gerinnbarkeit des Blutes in der Wunde bereits aufgehoben wird, als wenn dies erst im Zeckenkörper geschähe.

Außer der soeben besprochenen muß der Speicheldrüsensaft der Zecke noch zwei andre Wirkungen ausüben, eine schmerzbetäubende, denn das Einbohren der Zecke ist wenig fühlbar, und eine die Blutung verstärkende, da der kleinen Wunde bald reichliches Blut entströmt. Es ist durch Untersuchungen festgestellt, daß der Speichel der Mücke durch Fermente eben diese Wirkungen beim Einstich zeigt. Wie diese drei verschiedenen Funktionen auf die drei verschiedenen Zellarten der Speicheldrüse der Zecke zu verteilen sind, weiß ich nicht anzugeben.

IV. Atmungsorgane.

Der Zeckenlarve fehlen Atmungsorgane gänzlich, die äußere Körperhaut scheint hier für den Gasaustausch zu genügen. Bei der Nymphe und beim geschlechtsreifen Tier findet sich jederseits seitlich hinter dem vierten Beinpaar ein Stigma, dem nach innen ein Büschel von Tracheen aufsitzt, wie es Pagenstecher beim Weibchen abgebildet hat. Beachtenswert ist der Bau der Stigmenplatte und der kurzen Atemhöhle, die unter derselben liegt. Die Stigmenplatte ist, wie sie sich bei äußerer Betrachtung darstellt, für Männchen und Weibchen von PAGENSTECHER und von Systematikern abgebildet worden. Hier ist in Textfig. 9 die Stigmenplatte der Nymphe wiedergegeben. Nicht als ob sie sich sonderlich von den erstgenannten unterschiede — sie ist im ganzen kleiner, rundlicher und in ihren Teilen feiner strukturiert —, aber die Beschreibung ihres Baues wird durch ein Aufsichtsbild erleichtert. Die dunkeln getüpfelten Partien der Stigmenplatte, die das in der Mitte ein wenig exzentrisch liegende Stigma und die hellen Felder umgeben, sind Chitinleisten, durch welche die sie tragenden Stäbchen durchschimmern. Unter der Stäbchenschicht liegt eine massive Grundplatte. Die hellen Felder sind Hohlräume, die von einer zarten, in der Mitte durchbohrten Chitinlamelle überdeckt sind, an deren Grund ein Porenkanal mündet, der die massive Grundschicht durchsetzt. Das eigentliche Stigma in der Mitte und die ganze Platte werden beide von je einem festen Chitinring eingefaßt. Das Stigma ist eine kreisrunde Öffnung, die von einer runden Klappe bis auf einen mondförmigen Spalt verschlossen wird.



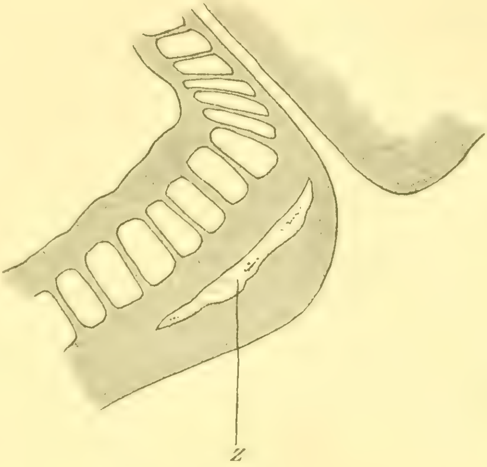
Textfig. 9.

Aufsichtsbild von der Stigmenplatte einer Nymphe 125 × vergr. *a*. Querschnittsrichtung von Fig. 10; *b*. Querschnittsrichtung von Fig. 11.

Lege ich nun durch die Stigmenplatte einen Schnitt in der Richtung der Linie *a* auf Textfig. 9, so erhalte ich ein Bild, das dem in Fig. 10 dargestellten gleicht. In der Mitte ist der das Stigma umgebende, feste Chitinring getroffen, links und rechts davon die von Stäbchen (*St*) getragene Leiste (*L*) in der Längsrichtung und keine hellen Felder. Lege ich durch die Stigmenplatte einen Schnitt in der Richtung der Linie *b*, wie er in Fig. 11 abgebildet ist, so treffe ich das Stigma selbst, links und rechts abwechselnd die Leiste (*L*) und ein helles Feld (*Fe*), d. h. die in der Mitte durchbohrte, einen Hohlraum überdeckende Chitinlamelle und den Porenkanal (*P*) am Grunde des Hohlraumes. Dabei wird der Bau der quergeschnittenen Leiste deutlich. Sie ist nur sehr schmal und wird von einem dreikantigen Körper gestützt, zu dem sich die Stäbchen (*St*) zusammenneigen. In der Aufsicht erscheint die Leiste breiter, da die Stäbchen von unten durchschimmern.

An einer in Häutung begriffenen Larve konnte ich ein Entwicklungsstadium aus der Bildung der Stigmenplatte beobachten. Es lagen nämlich zwischen der äußeren Decke derselben und der Stäbchenschicht längliche Zellen (*Z* in Textfig. 10). Sie enthielten einige chromatische Körnchen und wenige Plasmafäden. Sie zeigen, daß die Stigmenplatte von zwei Zellschichten aufgebaut wird, von der eben erwähnten und von der gewöhnlichen Matrixlage, die auf den das Atmungsorgan betreffenden Figuren nicht mit abgebildet ist, da sie außer den unter den Porenkanälen gelegenen Porenzellen keine Besonderheiten darbietet und die Klarheit der Bilder nur vermindern könnte.

Das in Textfig. 10 abgebildete Stadium ist außerdem insofern interessant, als es wenigstens für den vorliegenden Fall die alte Streitfrage entscheidet, ob das Chitin von den Zellen ausgeschieden werde oder als Umwandlungsprodukt der Zellen zu betrachten sei. Hier scheint sich nun die obere Zellschicht oder der Rest einer solchen in Chitin umzuwandeln, da diese Zellen nirgends mehr mit dem Plasma der Körperzellen in Verbindung stehen und später an der Stelle, wo sie lagen, auch bei starker Vergrößerung keine Spalte oder Einlagerung im Chitin zu sehen ist.



Textfig. 10.

Teil eines Querschnittes durch die Stigmenplatte einer noch unter der Larvenhaut liegenden Nymphe. *Z*, Bildungszelle der Platte. 1000 × vergr.

Ich komme nach dieser Abschweifung zur Beschreibung der unter der Stigmenplatte gelegenen Atemhöhle. Sie hat bei der Nymphe die Form einer Kugel (*A* in Fig. 11). Von der Stigmenplatte ragt ein feines, Luft zuführendes Rohr in sie hinein. An der hinteren, ventralen Fläche der Kugel entspringt ein sichelförmiges Rohr (*R*), dessen dorsale Wand fest ist. Die ventrale besteht aus leicht gefälteltem, elastischem Chitin und ist in eine tiefe Mittelfalte (*F*) gelegt. Am Ende sitzt dem sichelförmigen Rohr das Tracheenbüschel (*Tr*) an. Das Rohr selbst ist als Verschlußapparat aufzufassen. Durch Blutdruck kann die gefaltete, ventrale Wand gegen die dorsale gepreßt werden, so daß keine Luft in die Tracheen dringen kann. Bei Nachlassen des Druckes schnellt die elastische Falte in ihre frühere Lage zurück, und das Rohr ist geöffnet. Durch diese Vorrichtung erklärt es sich, wie Zecken längere Zeit in giftigen Gasen und im Wasser ohne Schaden verweilen können.

Deutlicher ist der Verschlußapparat beim erwachsenen Tier ausgebildet. Er ist in Fig. 10 auf einem Querschnitt vom Weibchen dargestellt. Das Stigma und der luftzuführende Kanal sind auf diesem Schnitt nicht getroffen. Dieser durchsetzt in schräger Richtung als einfache Durchbohrung das Chitin der Stigmenplatte und wird in die Atemhöhle hinein nicht fortgesetzt. Die Atemhöhle (*A*) hat ungefähr die Form eines Ellipsoids. An der hinteren Fläche setzt wieder ein schwach sichelförmig gebogenes Rohr (*R*) an, das bedeutend weiter ist als bei der Nymphe. Dagegen sind seine Elemente die gleichen geblieben. Wir finden wieder die starre dorsale Wand (*d*), die elastische ventrale Wand (*v*) mit der tiefen Mittelfalte (*F*), welche die letztere in zwei Abschnitte zerlegt. Der zweite, innere Abschnitt trägt auf der hinteren Fläche einen dichten Häkchenbesatz. Eine große Zahl von Tracheen (*Tr*) sitzt beim erwachsenen Tier dem Ende des Rohres auf. Der Verschluß desselben wird wie bei der Nymphe durch Blutdruck bewerkstelligt. Ich habe Tiere geschnitten, bei denen der zwischen Atemhöhle und Mittelfalte gelegene Raum so prall mit Blut gefüllt war, daß die ventrale Wand der dorsalen fest auflag. Das Öffnen des Verschlußapparates geschieht hier durch Muskeln, zwei kurze ventrale (m_2) und einen langen dorsalen (m_1), die sämtlich zur äußeren Körperhaut ziehen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Muskeln bei der regulären Atmung beteiligt sind und durch Öffnen des Rohres einen Inspirationsstrom erzeugen.

Nun noch ein Wort über den Häkchenbesatz der ventralen Wand zuinnerst von der Mittelfalte. Ein Nutzen, den dieser vielleicht als Reinigungsapparat haben sollte, läßt sich schwer vorstellen, da der Hauptluftstrom gar nicht an ihm vorbei streicht, sondern direkt in die großen dorsalen Tracheen geht. Dagegen erinnert die Bildung an die Lungenlamellen der Spinnen, die an ihrer dem Stigma abgewandten Fläche mit solchen Dornen besetzt sind (nach MacLeod). Treten wir der Auffassung MacLeods bei, der die Tracheenlungen als umgewandelte *Limulus*-Kiemen und daher als die ursprünglichen Atmungsorgane der Arachnoideen ansieht, aus deren hinterem Abschnitt sich später die Tracheen gebildet haben, so läge es nahe, die Verschlußfalte mit dem Häkchenbesatz für den Rest einer Lungenlamelle zu halten.

Nun hat vor einiger Zeit JAWOROWSKI die Entwicklung der Tracheenlunge bei *Trochosa singoriensis* verfolgt und gibt an, daß sich zuerst ein Vorraum und Tracheen anlegen. Diese bilden sich zurück, während sich die Wand des Vorraumes in die Lungenfalten legt. Ein solcher Entwicklungsvorgang, welcher der Bestätigung bedarf, würde natürlich gegen die Ursprünglichkeit der Tracheenlungen sprechen. Trotzdem könnten die Milben von Formen mit Tracheenlunge abstammen und ein Rest derselben bei den Zecken erhalten geblieben sein.

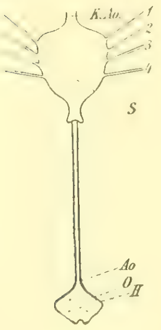
Was die vorhandene Literatur über den feineren Bau der Atmungsorgane der Zecken anbelangt, so findet sich bei WILLIAMS ein Schnitt durch Stigmenplatte und Atemhöhle, doch gibt er nur die gröbsten Konturen wieder. Der Verschlußapparat ist bisher nicht beobachtet worden, ebensowenig der eigentliche Bau der Stigmenplatte. E. NORDENSKIÖLD hat in einer vorläufigen Mitteilung einen Schnitt durch die Stigmenplatte dargestellt, der diese schief trifft und daher keine Vorstellung vom Bau derselben gibt. Ihm kam es auch wohl mehr darauf an, die unter den Porenkanälen gelegenen Zellen zu zeigen, die sich allerdings auch auf einem senkrecht geführten Schnitt besser darstellen. Er spricht diese Zellen als Sinnesorgane an, ohne einen herantretenden Nerven nachzuweisen. Ich bin mir über die Natur dieser Zellen noch nicht im klaren.

V. Herz und Gefäße.

Sowohl die Jugendformen des Holzbocks, als auch die erwachsenen Tiere besitzen ein Herz. Dieses liegt dicht unter der Rückenhaut in der Mittellinie des Körpers, in der gleichen Querschnittsebene mit den seitlich gelegenen Stigmen. Es wird links und rechts gehalten durch ein schmales, quergestreiftes Muskelbündel, das sich von der Transversalmuskulatur des Körpers abzweigt. Mit dem Epithel der Rückenwand des Körpers tritt es durch zwei dünne muskulöse Bänder in Verbindung. Dem Herzen legt sich seitlich eine Schlinge der MALPIGHIschen Gefäße an. Auf seiner ventralen Seite grenzt es an das Mittelrohr des Darmes.

Das Herz hat die Form eines Ovals, es ist breiter als lang (*H* in Textfig. 11). In kontrahiertem Zustand ist sein Querschnitt fast kreisrund, seine Länge beträgt dann $^1/_4$ mm. Im Zustand der Expansion beträgt sie $^1/_2$ mm. Die Form des Querschnittes gleicht dann einer Sichel, deren konvexe Seite der Rückenwand des Körpers zugekehrt ist. An seinem hinteren Ende ist das Herz in zwei kleine geschlossene Zipfel ausgezogen. Es besitzt auf seiner ventralen Wand zwei Paar Ostien (*O* auf Textfig. 11). Diese führen in einen Trichter, der bis zur dorsalen Herzwand reicht und auf einem Längsschnitt (Fig. 12) durch das Herz bei *Tr* zu sehen ist. Auf einem Längsschnitt, der um 10 μ der Mittellinie näher liegt als der vorige (Fig. 13), zeigt sich die vordere Wand des Trichters geöffnet, und zwar in einer klappenartigen Bildung (*Kl*). Das Blut strömt also durch Ostien und Klappe schräg vorwärts in das Herz hinein.

Herz und Trichter werden durch ein einfaches Muskelsyncytium gebildet, wie dies bereits auf Fig. 12 und 13 zu sehen war. In diesem Muskelschlauch ist an keiner Stelle eine Grenze oder Unterbrechung zu sehen. Auf Fig. 14 ist bei starker Vergrößerung ein Stück aus einem Querschnitt durch die kontrahierte Herzwand dargestellt. Die Primitivbündel oder Myofibrillen (*M*) sind eingebettet in reichlichem Protoplasma, dem Myosark, in dem große Kerne (*K*) liegen und das außen die Zellwand oder das Myolemm (*L*) umschließt. Sind die Myofibrillen längs getroffen, so erscheinen sie als ein Strang, der seitliche Äste abgibt und sich in dünnere Stränge aufspaltet. Die Myofibrillen liegen einander so dicht an, daß in den Strängen kaum eine Längsstreifung zu sehen ist. Im Querschnitt sind die Myofibrillen kreisrund (*Mq*). Auf Anschnitten der Herzwand sieht man, daß die seitlichen Äste der Stränge sich zu einem Maschenwerk vereinigen. An längsgetroffenen Myofibrillen sind dunkle Querstreifen (*Q*) zu sehen, die vom Myolemm ausgehen, Myosark und Myofibrillen durchsetzen.



Textfig. 11.

Herz und Gefäße eines Weibchens von der Ventralseite gesehen. (Rekonstruktion.) 30 × vergr. *H*, Herz; *O*, Ostien; *Ao*, Aorta; *S*, Aortensinus; *1*, *2*, *3*, *4*, Gefäße der Beine, abgeschnitten; *K.Ao*, Kopfaorta.

An das Herz setzt sich nach vorn eine Aorta an, deren Verlauf und Verzweigung auf Textfig. 11 im Schema wiedergegeben ist. Sie läuft als dünner, gerader Schlauch (*Ao*) nach vorn, begibt sich dabei, der dorsalen Darmwand folgend, ventralwärts (vgl. *Ao* in Fig. 1), bis zu der Stelle, wo der Oesophagus in den Mitteldarm eintritt. Hier erweitert sie sich zu einem breiten Sinus (*S*). Dieser Sinus gleicht, abgesehen von der ihm hinten dorsal aufsitzenden Aorta, einem Handschuhfinger, welcher mit der Öffnung nach vorn liegt, und in welchen die Fingerspitzenhälfte eingestülpt ist (vgl. *S* in Fig. 1). In dem eingestülpten Teil des Handschuhfingers liegen das obere und das untere Schlundganglion des Tieres und der Oesophagus, der beide trennt. Und zwar ist die dorsale und die ventrale Wand des eingestülpten

Handschuhfingers noch zu beiden Seiten des in **S**-förmiger Krümmung verlaufenden Oesophagus zusammengenäht, so daß das obere und das untere Schlundganglion jedes für sich in einem allseitig geschlossenen Hohlraum liegen, abgesehen von den feinen Durchbohrungen zum Durchtritt der Nerven. Dagegen befindet sich an der mittleren Fingerspitze ein rundes Loch, durch welches der Oesophagus aus der eingestülpten Hälfte des Handschuhfingers heraustritt (*D* in Fig. 1).

In dem Hohlraum zwischen der Handschuhfingerwand und der Wand der eingestülpten Hälfte strömt das Blut, das durch die Aorta von hinten und dorsalwärts eintritt. Es tritt aus dem Sinus aus durch eine weite vordere Öffnung und durch vier Paare von Seitengefäßen, in welchen die Nerven der verschiedenen Beinpaare verlaufen. Die Seitengefäße streichen bis zur vorderen Coxalwand des betreffenden Beines. Hier heftet sich die vordere Seitengefäßwand an, und Nerv und Blut treten ins Lumen des Beines ein. An die vordere Öffnung des Blutsinus setzt sich ein kurzes Rohr an, in welchem der Oesophagus verläuft, und das, noch bevor dieser in den Saugapparat übergeht, offen endet. Das Rohr läßt sich als Fortsetzung der langen Aorta Kopfaorta nennen (*K.Ao* in Textfig. 11). Ein dorsaler Fortsatz der Kopfaorta (*Kd* in Fig. 1) heftet sich den Cheliceren, ein ventraler (*Kv*) heftet sich der ventralen Körperwand an, wodurch die Kopfaorta in ihrer Lage suspendiert bleibt. Aus ihr strömt das Blut frei in den Kopf.

Was den histologischen Bau der Aorta, des Sinus und der Seitenäste anbelangt, so ist er durchweg übereinstimmend. Die Wand der genannten Bildungen besteht aus zwei, einander abgewendeten elastischen Membranen (*M* in Fig. 15), die sich wie Muskulatur färben, aber keinerlei Struktur in sich erkennen lassen. An ihrer Innenseite sitzen ihnen kleine, längliche Kerne auf, in deren Umgebung das Protoplasma so spärlich ist, daß es sich bei starker Vergrößerung nur als heller Schein erkennen läßt. Die beiden Membranen liegen zuweilen einander so dicht an, daß sie eine einheitliche Bildung vortäuschen. Zuweilen verlaufen sie lose nebeneinander, wie dies auf Fig. 15 der Fall ist, wo ein Querschnitt durch die Kopfaorta dargestellt ist. Im Lumen liegt der Oesophagus, wenig Blut und einige Blutkörperchen (*Blk*).

Es sei noch kurz zusammengestellt, was bisher über das Herz der Zecken bekannt war. PAGENSTECHER war der Ansicht, daß bei den Zecken kein Circulationssystem vorkommt. Im Lehrbuch von CLAUS-GROBBEN heißt es über die Milben: »Nur in wenigen Fällen

(*Gamasus, Ixodes*) findet sich im Abdomen ein kurzes, sackförmiges Herz mit zwei Seitenspalten nebst Aorta.« Es war mir nicht möglich, in der Spezialliteratur diese Beschreibung des Herzens von *Ixodes ricinus* zu finden. Jedenfalls ist sie nicht ganz zutreffend, da das Herz des Holzbocks vier Seitenspalten hat. Das Herz von *Gamasus* ist von Winkler beschrieben worden. Er sah zwei Seitenspalten und am Herzen eine lange Aorta, die nach ihm frei am Gehirn endet. Bei den Zecken erwähnt Williams, er sei nicht sicher, ob das sackförmige Gebilde, das er einmal bei *Boophilus annulatus* gesehen habe, ein Herz gewesen sei. Christophers hat bei *Ornithodorus* ein Herz beobachtet. Über die Spaltöffnungen sagt er nichts, beschreibt aber zwei Aorten, die nach vorn zögen und deren Verlauf er nicht verfolgen konnte. Weitere Angaben liegen nicht vor.

Bei einzelnen Vertretern der übrigen Arachnoideen ist das Blutgefäßsystem genau beschrieben worden. Es finden sich dort von der Aorta ausgehend Gefäße, welche die Beine versorgen, verschiedene Kopfgefäße und einige, welche die Ganglienmasse durchsetzen. Ein das Ganglion umgebender Blutsinus scheint nicht vorhanden zu sein. Dagegen ist bei *Limulus* ein solcher beschrieben worden.

VI. Bindegewebe und Blut.

Das fibrilläre Bindegewebe ist im Zeckenkörper gering ausgebildet. Ganz feine Fasern, denen kleine Kerne aufsitzen, ziehen zuweilen von den Organen zur Körperwand, um die ungefähre Lage der weichen Gebilde zu fixieren. Eine zarte, bindegewebige Hülle umgibt die Oviducte. Sie soll bei der Beschreibung dieser Gänge abgebildet werden.

Das fettführende Bindegewebe ist bei den Zecken nicht wie bei den Insekten zu einem kompakten Fettkörper entwickelt. Bei den Larven fehlt es gänzlich, bei den Nymphen, beim Männchen und beim hungrigen Weibchen sind unter der Körperhaut und an den Tracheen vereinzelt große, unregelmäßig gebaute Zellen anzutreffen. Bei den eierlegenden Weibchen bilden sich aus diesen Zellen lange, gleichförmige Stränge, wie ein solcher auf Fig. 16 abgebildet ist. Die Stränge bestehen aus einer verschieden großen Anzahl von Zellen und liegen zumeist unter der Körperhaut und an den Tracheen, selten zwischen den übrigen Organen. Die Zellen der Stränge (Z_1) haben große Affinität zu basischen Farbstoffen. Ihr Protoplasma besteht aus einem unregelmäßigen Netzwerk starker Fibrillen. Nur am Rand der Zellen findet sich eine hellere Zone. Der Kern besitzt eine zarte Kernmembran, reichliches Chromatin und einen großen Nucleolus.

Diese Zellen verändern sich. Das Plasma der Eckzelle eines Stranges beginnt, sich in helle, rot färbbare Tröpfchen aufzulösen. Und zwar geht die Auflösung so weit, daß nur eine zur kugeligen Blase aufgetriebene Zellwand übrig bleibt (Z_3), die einige der erwähnten roten Tröpfchen enthält. Auch der Kern ist nicht mehr aufzufinden. Kleine, stark färbbare, unregelmäßige Körnchen (*k*) und runde Kugeln wären vielleicht als Reste der chromatischen Substanz aufzufassen. Ist die erste Zelle eines Stranges aufgelöst, so beginnt in der folgenden der Umwandlungsprozeß, bis schließlich der ganze Strang nur noch aus fast leeren Bläschen besteht.

Es erscheint als wenig zweifelhaft, daß die soeben beschriebenen Zellen als Fettzellen aufzufassen sind, die im Leben von einem Fetttropfen blasig aufgetrieben waren. Bei Behandlung mit Alkohol ist das Fett ausgezogen worden, und die Reste des Plasmas haben sich als feine Tröpfchen nahe der Zellwand niedergeschlagen.

Obwohl bei den Zecken dem Gesagten zufolge der Fettkörper nur aus zarten Strängen besteht, so haben doch verschiedene Autoren einen »reichlichen Fettkörper« erwähnt. CHRISTOPHERS gibt an, daß bei *Ornithodorus* der Fettkörper nicht bedeutend entwickelt sei. Bei *Rhipicephalus* beschreibt er lange Balken, die aus Reihen von Zellen bestehen und mit den soeben beschriebenen identisch sein dürften. Außerdem sollen sich nach CHRISTOPHERS noch zwei Arten von Zellen beim Aufbau des Fettkörpers beteiligen. Eine Abbildung seines »Fettkörpers« nach dem frischen Präparat gibt so wenig histologische Einzelheiten, daß ich in den Zellen kein mir bekanntes Organ zu erkennen vermag.

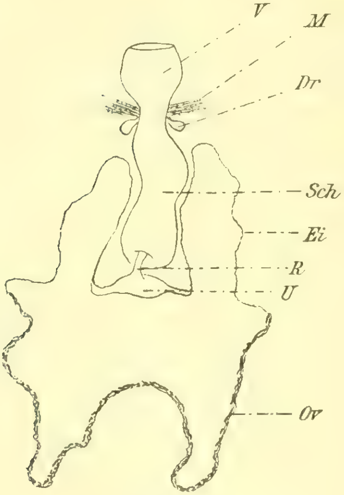
Das Blut der Zecken schlägt sich bei der Konservierung in Form feiner Tröpfchen nieder, die sich mit sauren Farbstoffen färben. Im Blute liegen Blutkörperchen, wie sie bei Arthropoden allgemein angetroffen werden. Sie sind gewöhnlich kugelig, können aber ihre Form verändern und ähneln dann einfachen, metabolen Flagellaten, freilich ohne Geißeln (*Blk* in Fig. 16). Sie haben einen mit feinkörnigem Chromatin durchsetzten Kern und ein gleichförmiges Protoplasma, in dem Kügelchen eingelagert sein können.

VII. Zur Fortpflanzungsgeschichte.

a. Der weibliche Genitaltractus vor der Begattung.

Bei Larve und Nymphe besteht der Genitalapparat aus zwei vor dem Enddarm gelegenen Häufchen von Urgenitalzellen. Nach dem Saugen der Nymphe beginnen die männlichen, bzw. weiblichen

Genitalorgane sich zu entwickeln. Die Oogenese und Spermatogenese lasse ich unberücksichtigt, da diese von andrer Seite bearbeitet werden. Es sei hier zuerst der Genitalapparat der hungrigen, weiblichen Zecke ungefähr 14 Tage nach der Häutung beschrieben.



Textfig. 12.

Genitaltractus eines hungrigen Weibchens, vom Rücken gesehen. 6 × vergr. (schematisch). *Ov*, Ovar; *Ei*, Eileiter; *U*, Uterus; *R*, enges Verbindungsrohr; *Sch*, Scheide; *Dr*, Scheidendrüsen; *M*, Retractormuskeln; *V*, Vorhof.

Dieser besteht aus Ovarien und Ausführwegen. Die Ovarien (*Ov* in Textfig. 12) sind an ihren caudalen Enden miteinander verschmolzen und bilden zusammen mit den paarigen Eileitern (*Ei*) einen Ring. Sie bestehen beim hungernden Weibchen aus unreifen Eiern, meist mit großem Dotterbläschen und wenig Protoplasma, die um einen mittleren, von kleinen Zellen eingefaßten Gang gelagert sind (*Ov* in Fig. 17). Dieser Gang geht jederseits am oralen Ende der Ovarien in den Eileiter über. Dieser besteht beim hungrigen Weibchen aus einer großen Anzahl kleiner undifferenzierter Zellen, die im Kreis um ein sehr enges Lumen angeordnet sind (*Ei* in Fig. 17). Die Eileiter ziehen nach vorn, biegen um und laufen dicht neben der Scheide nach rückwärts. Dieser rückläufige Teil der Eileiter wurde von Pagenstecher für die beiden Ovarien gehalten, die eigentlichen Ovarien müssen ihm bei der Präparation abgerissen sein. Die beiden Eileiter vereinigen sich zu einem gemeinsamen, unpaaren Abschnitt, den Pagenstecher Uterus nennt (*U* auf Textfig. 12), und der die Form einer zweihörnigen Blase hat. Ihn umschließen beim hungrigen Weibchen kleine Zellen von embryonalem Charakter (*U* in Fig. 17). An seiner Wandung beginnt die Muskulatur sich anzulegen. Aus dem Uterus führt ein enges Rohr (*R* auf Textfig. 12 und Fig. 17) in die Scheide. Dieses Rohr ist ebenso wie die gesamte Scheide an seiner Innenfläche von einer Chitinintima ausgekleidet. Die Zellen der Wandung sind cylindrisch; sie ist in zahlreiche Falten gelegt und von einer kräftigen Ringmuskulatur umgeben. Die eigentliche Scheide (*Sch* in Textfig. 12) besteht aus drei Abschnitten. Der erste reicht bis zur Einmündung der Scheidendrüsen

(*Dr* in Textfig. 12), zweier wurstförmiger Drüsen, die links und rechts getrennt, durch einen kurzen Gang in die Scheide eintreten. Die Wand dieses Abschnittes besteht aus niedrigen Zellen, die nach innen zu von einer farblosen Chitinintima ausgekleidet sind und beim hungrigen Weibchen gänzlich der umgebenden Muskulatur entbehren. Im zweiten Abschnitt der Scheide ist die Chitinintima mit zahlreichen Papillen besetzt. An diesem Teil setzen starke Muskeln an, die zur dorsalen Körperwand ziehen. Der dritte Abschnitt führt zur Genitalöffnung. Dieser zusammen mit dem vorigen Abschnitt waren von PAGENSTECHER Vorhof genannt worden. Ich will diese Bezeichnung auf den dritten Abschnitt allein anwenden. Dieser ist beim reifen Weibchen ausstülpbar, beim hungrigen noch nicht. Er ist mit starkem, faltigen Chitin ausgekleidet. Der Bau seiner Zellen, die der Intima dicht anliegen, ist noch gänzlich undifferenziert und soll daher, ebenso wie die sich entwickelnden Scheidendrüsen, erst beim reifen, Eier legenden Weibchen beschrieben werden.

b. Die Begattung.

In dem soeben dargestellten Stadium erfolgt die Begattung. Ich möchte die innere Begattung, als die mir sicher bekannte, zuerst darstellen, sodann die äußere, bei welcher ich auf Kombinationen angewiesen bin.

Beim befruchteten Weibchen liegt in dem Teil der Scheide, der an das enge Verbindungsrohr ansetzt, eine Spermatophore. Diese besteht aus einem dichten Ballen von Spermatozoen (*Sp* in Fig. 17), dem ein feines Häutchen anliegt, das sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt. Das Ganze umgibt eine Hülle von blasigem Bau, die sich mit Säurefuchsin schwach rosa färbt (*H*). Sie stammt aus der weißen Drüse des Männchens. Sie muß von zähflüssiger Beschaffenheit sein, da sie jede Spalte des ihr von den Scheidenwandzellen und deren Chitinintima (*Ch*) freigelassenen Raumes erfüllt. Sie unterscheidet sich dadurch von der von CHRISTOPHERS abgebildeten Spermatophore von *Ornithodorus*, die sich als feste Cyste mit offenem Hals darstellt. Auch liegt sie bei *Ornithodorus* in einem besonderen Receptaculum seminis. Bei *Ixodes ricinus* liegt die Spermatophore in dem hintersten Abschnitt der Scheide, besonders in der unter dem engen Verbindungsrohr gelegenen Ausbuchtung, so daß dieser ganze Teil die Funktion eines Receptaculum erfüllt. An der Stelle, wo die Mündung des Rohres die Spermatophore berührt, fehlt bald nach der Begattung die Hülle, die Zellen der Mündung müssen sie aufgelöst haben. An dieser Stelle

(*D*) treten die Spermatozoen aus der Hülle aus, steigen durch das enge Rohr in den Uterus, wo auf Fig. 17 einige von ihnen bei Sp_2 angeschnitten sind. Sie wandern sodann durch die Eileiter zu den Ovarien zur Befruchtung der Eier. Sie dringen in diese ein, jedoch erfolgt, wie J. WAGNER beobachtete, die Reifeteilung und Kernverschmelzung erst nach der Ablage des Eies.

Das hungrige Weibchen heftet sich während oder nach der Begattung einem Wirtstier an und saugt an ihm 8—14 Tage. In dieser Zeit steigen alle Spermatozoen in die Eileiter auf. In der Scheide liegt nur noch die zart rosa Hülle der Spermatophore, die bei der ersten Eiablage ausgestoßen werden muß.

Über den Vorgang der äußeren Begattung ist viel geschrieben worden. Die diesbezügliche Literatur findet sich bei SCHLECHTENDAL zusammengestellt, sie sei danach kurz angeführt.

DE GEER sah die Tiere Bauch an Bauch aneinander geheftet und nahm an, daß die Palpen als Überträger des Spermas in die weibliche Genitalöffnung eingesenkt würden. Dieses ist unrichtig. Wenn ein Männchen auf ein Weibchen trifft, so schlüpft es sofort unter dasselbe und senkt fast im Augenblick seinen Rüssel in die Genitalöffnung desselben. Die Palpen werden dabei links und rechts zur Seite gelegt und verharren so regungslos.

v. SIEBOLD sagt: vom Hoden gehen zwei feine Kanälchen nach vorn und münden an der Unterlippe aus. Diese Angabe läßt sich nicht bestätigen.

GÉNÉ sah zwei kleine spindelförmige Körperchen rechts und links von der Unterlippe, die sich zurückzogen. Es könnten vielleicht die einschlagbaren Haken der Cheliceren gewesen sein. PAGENSTECHER, der den Bau der Hoden und der Ausführgänge beschreibt, meint, das Sperma fließe über, wenn die Tiere Bauch an Bauch liegen. MÉGNIN, der verschiedentlich unrichtige Angaben über die Biologie der Zecken macht, spricht von einem Penis, dem der Rüssel als Führer dient. SCHLECHTENDAL selbst meint, ebenso wie BERTKAU, daß das Einsenken des Rüssels, da so oft zu beobachten, mit der Begattung in Zusammenhang stehe. Sie geben zu, daß ihnen der Vorgang selbst rätselhaft ist. In letzter Zeit hat LEWIS wieder das Einsenken des Rüssels als Begattung aufgefaßt. Er trennte einem Weibchen, das einige Zeit mit einem Männchen in der erwähnten Lage zusammengelassen wurde, den Kopf ab und konnte sodann Spermatozoen aus dem Körper herauspressen.

Ich konnte anderseits feststellen, daß das Einbohren des männlichen Rüssels in die weibliche Genitalöffnung nicht die Begattung bedeute. Ich schnitt zwei Tiere in dieser Lage, die bereits eine Stunde aneinander geheftet waren. Es zeigte sich, daß der Gonoduct des Weibchens leer war. In den Ausführungsgängen des Männchens war noch keine Spermatophore gebildet.

Es wäre auch eine Begattung durch den Rüssel schwer vorstellbar, da erstens der Rüssel nicht an die männliche Genitalöffnung herangebracht werden kann, um das Sperma von dort zu entnehmen, zweitens keinerlei Anpassung zur Aufnahme des Spermas zeigt, drittens sofort beim Zusammentreffen mit einem Weibchen eingesenkt wird.

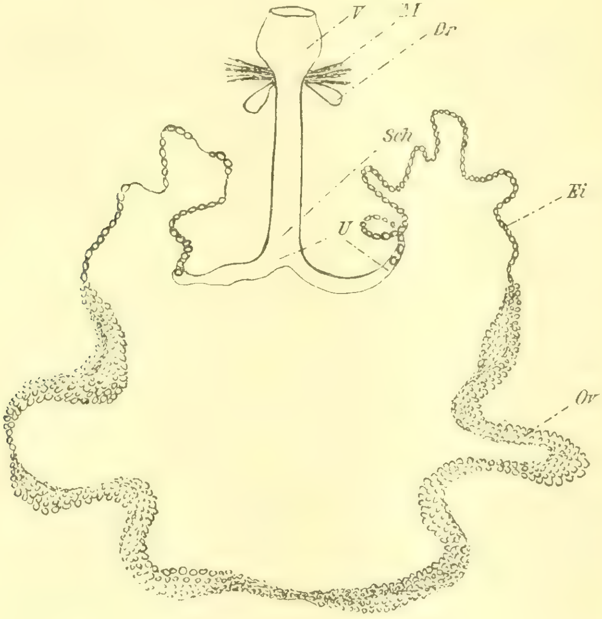
Ich konnte nun in einem Falle ein Männchen beobachten, das seit mehr als einer Stunde in der üblichen Lage dem Weibchen angeheftet war, den Rüssel eingesenkt, das erste Beinpaar um das zweite weibliche, das zweite Beinpaar um das dritte weibliche geschlungen, das dritte und vierte auf den Rücken des Weibchens gestemmt. Dieses Männchen zog plötzlich den Rüssel heraus, machte sein erstes und zweites Beinpaar los und verankerte sich mit diesen um das erste und zweite Beinpaar des Weibchens, so daß nun die männliche Genitalöffnung unter der weiblichen liegen mußte. Das Männchen verharrte so ungefähr 2 Minuten lang, begab sich sodann in seine alte Lage zurück und schob nun von hinten her den Rüssel bis an den vorderen Rand der weiblichen Genitalöffnung, so, als drücke es etwas hinein. Diese Bewegung wiederholte das Männchen einige 20 Male. Sodann senkte es nochmals für eine Viertelstunde den Rüssel ein und löste sich dann endgültig von dem Weibchen.

Ich möchte nun annehmen, daß das Männchen die Spermatophore abgesetzt hat, als Genitalöffnung über Genitalöffnung lag, daß es diese mit dem Rüssel hineingestrichen hat, und daß das Einsenken des Rüssels vor der eigentlichen Begattung nur zum Aneinanderheften der Tiere und zur Erweiterung des Vorhofes dient. Nach der eigentlichen Begattung hätte es dann den Zweck, ein Zurückgleiten der Spermatophore zu verhindern.

c. Der Genitaltractus des reifen Weibchens.

Während des Blutsaugens und der darauf folgenden Ruhe des Weibchens von ungefähr 14 Tagen verändert sich der zuvor beschriebene Genitaltractus und nimmt erst kurz vor Beginn der Eiablage seine definitive Gestalt an, wie überhaupt die weibliche Zecke erst jetzt als reif zu bezeichnen ist, da sie nun im Besitz ihrer sämtlichen Organe steht.

Das Ovarium fällt in diesem Zustand bei der Präparation auf als ein dicker Strang (*Ov* in Textfig. 13), von dem sich Eier in verschiedenen Stadien abheben. Einige haben nur wenig an Größe zugenommen und enthalten nur basophiles Protoplasma (O_1 in Fig. 18). Diese liegen meist dem Gange, der sich sehr geweitet hat, zunächst. Um größere Eier hat sich eine Zona radiata ausgebildet (O_2 in Fig. 18), und ihr Protoplasma ist von Dotterschollen erfüllt. Die größten sind bereits mit einer Schale umgeben und scheinen am Präparat braun durch den sie umgebenden zarten Follikel hindurch. Ein Teil eines solchen beschalten Eies ist im Querschnitt in Fig. 19 (O_3) abgebildet, wo das Ei aber schon im Eileiter liegt. Da die Eier also beschalt aus dem Ovar heraustreten, so kann eine Infektion derselben durch Parasiten nur im Ovar stattfinden.



Textfig. 13.

Genitaltractus eines reifen Weibchens, vom Rücken gesehen 6 × vergr (schematisch). *Ov*, Ovarien; *Ei*, Eileiter; *U*, Uterus; *Sch*, Scheide; *Dr*, Scheidendrüse; *M*, Retractormuskeln; *V*, Vorhof.

Zu Beginn der Eiablage sind die Oviducte (*Ei* in Textfig. 13) so dicht mit Eiern gefüllt, daß sie ein perlschnurartiges Aussehen erhalten. Ein Querschnitt durch einen nicht zu stark gefüllten Oviduct (Fig. 19) läßt den Bau seiner Wandung erkennen. Sie besteht aus cylindrischen Zellen (Z_1) von unregelmäßiger Form, die sich bei der Füllung des Eileiters abplatten und ausdehnen können (Z_2). Sie enthalten ein lockeres, protoplasmatisches Wabenwerk und einige starke Gerüstfäden. Ihre Kerne sind von feinen Chromatinkörnchen in ziemlich regelmäßigen Abständen erfüllt. Der Nucleolus erscheint oval geformt. Der basalen Zellwand liegt sehr dicht eine schwache Lage von Ringmuskeln an (*M*). Oviduct und Ringmuskulatur umgibt eine zarte, bindegewebige Hülle (*H*), der kleine runde Kernchen von Strecke zu Strecke aufsitzen.

Während sich die Zellen des Eileiters basophil verhalten, sind die Zellen des nun folgenden Abschnittes, der zur Vereinigung beider Eileiter führt, des sogenannten Uterus, schwach acidophil. Im übrigen gleichen sie sehr denen des Eileiters im engeren Sinne. Sie sind höher und schmäler (*U* in Fig. 20), werden aber bei der Füllung des Uterus mit Eiern auch stark abgeplattet. Sie werden von einer Ringmuskulatur umgeben, die an den Uterushörnern schon stärker ist als am Eileiter, an dem mittleren Uterusteil sehr an Umfang zunimmt und so allmählich in die starke Muskulatur der Scheide übergeht.

Die Scheide ist vom Uterus dadurch unterschieden, daß ihre Wandung von einer Chitinintima ausgekleidet wird. Äußerlich bei der Präparation erscheint sie beim reifen Weibchen gegen den Uterus überhaupt nicht abgesetzt (*U* und *Sch* in Textfig. 13), sondern bildet zusammen mit seinem mittleren Teil ein einheitliches, schlankes Rohr. Das schmale Verbindungsrohr zwischen beiden (vgl. Textfig. 12), durch das beim hungrigen Weibchen die Spermatozoen aufstiegen, hat sich gänzlich rückgebildet, d. h. es hat den gleichen Charakter angenommen, wie der übrige erste Scheidenabschnitt, der bis zur Einmündung der Scheidendrüsen reicht. Dieser hat sich gegen den Zustand, auf welchem wir ihn beim hungrigen Weibchen (Fig. 17) trafen, außerordentlich verändert. Die zuvor platten Zellen sind hoch cylindrisch geworden (*Z* in Fig. 21), das Lumen dieses Scheidenabschnittes hat sich zu einem dünnen Rohr verengt, das im Längsschnitt (*Sch* in Fig. 20) schwach nach ventralwärts gekrümmt erscheint, und das, wie der Querschnitt (Fig. 21) zeigt, zwischen tiefe Falten der Wandung einspringt (*L*). Dadurch kann es zum Durchtritt der Eier erweitert werden. Starke innere Ring- und schwache äußere Längsmuskulatur umgeben das Rohr. Auf dem soeben genannten Querschnittsbild sieht man, daß die quergestreifte, plasmareiche Ringmuskulatur mit feinen Bündeln (*B*) in die Falten der Wandung eintritt, sich hier in Fibrillen (*F*) aufteilt und als solche die Zellen der Wandung durchsetzt.

Es ist nicht zu entscheiden, ob diese Fibrillen von den Muskelzellen oder von den Wandzellen der Scheide gebildet werden. Jedenfalls setzen sie sich bis zur Chitinintima (*I*) fort und sind sogar noch in dieser als ein feiner Strich erkennbar.

Der erste soeben beschriebene Abschnitt der Scheide endet an der Einmündungsstelle der Scheidendrüsen (*Dr* in Fig. 20). Diese erreichen erst kurz vor Beginn der Eiablage ihre definitive histologische Gestaltung. Sie bestehen aus hohen schmalen Zellen, die voneinander deutlich abgegrenzt sind (Fig. 22) und ein enges Drüsenlumen umgeben. Der Kern der Zellen ist sehr groß und stark mit Chromatinfäden erfüllt, unter denen zuweilen der Nucleolus sichtbar wird. Das Plasma der Zelle liegt hauptsächlich in ihrem basalen Teil. Der obere Teil ist ein einfacher Hohlraum, nach dem Lumen zu kuppelartig vorgewölbt. Apical- und lateralwärts von den Zellkuppeln liegt noch einmal eine schmale, protoplasmatische Schicht, die durch eine kontinuierliche, glatte Intima abgeschlossen wird. Die acidophilen Secrettröpfchen entstehen in der Nähe des Kernes, steigen in den Zellhohlraum auf und fließen dort zu großen Secrettropfen zusammen. In Fig. 22 liegen in den Hohlräumen nur vereinzelte Secrettropfen (*S*). Sie können aber prall mit solchen angefüllt sein und vergrößern sich dabei auf Kosten des basalen, plasmareichen Zellteiles und dienen so als Secretspeicher. Das Secret der Scheidendrüsen, das wohl dazu dient, das Gleiten der Eier im Vorhof zu erleichtern, wird durch Muskeldruck aus den Zellhohlräumen ins Lumen der Drüse entleert. Die dabei tätige Muskulatur besteht aus einer einfachen Ringmuskellage (*R* in Fig. 22), die einen Bau aufweist, wie er in der Pleuralmuskulatur der Zecke mehrfach angetroffen wird. Das Myolemm, das die Myen jederseits umgibt, ist im kontrahierten Zustande in regelmäßige Falten gelegt, so daß der Muskel einem beiderseits von Languetten eingefaßten Bande gleicht. Zwischen den Bogen der Languetten kann jedesmal ein feiner dunkler Streifen über die Muskelfibrille fortlaufen.

Aus dem Lumen der Scheidendrüsen führt ein kurzer Gang deren Secret in den hier beginnenden zweiten Scheidenabschnitt über. Dieser ist weiter als der erste. Er hat nur wenig Veränderungen erfahren. Auf Fig. 20 sind die bereits beim hungrigen Weibchen erwähnten Papillen auf seiner Chitinintima (*P*) zu sehen. Die an ihn ansetzende, starke Rückziehmuskulatur ist auf dem Längsschnitt Fig. 20 nur im Ansatz getroffen (*M*). Sie zieht zur dorsalen Körperwand der Zecke, wo sie sich zusammen mit der Transversalmuskulatur des

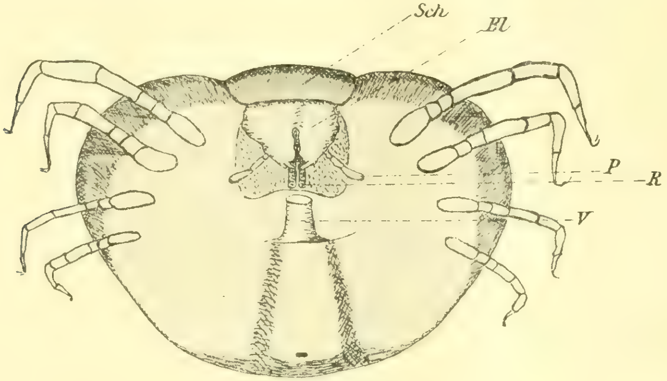
Körpers anheftet. Sie bewirkt das Zurückziehen des dritten Scheidenabschnittes, des ausstülpbaren Vorhofes.

Dieser fungiert, wie wir später sehen werden, als Ovopositor und ist an diese Tätigkeit beim reifen Weibchen in eigenartiger Weise angepaßt worden. Von der starken, faltenreichen Chitinintima (*Ch*) hat sich das Epithel (*E*) abgehoben, wie dies auf Fig. 20 zu sehen ist, und hat sich aus einem einfachen Cylinderepithel zu Drüsenzellen von kompliziertem Bau umgebildet. Diese Zellen sind auf Fig. 23 bei starker Vergrößerung dargestellt. Sie bestehen aus zwei differenten Hälften. Die basale Hälfte, die für sich eine Zelle vorstellen könnte, liegt einer glatten Basalmembran auf (*B*) und springt zackenförmig nach vorn vor. An ihrer apicalen Fläche ist sie von einer feinen Limitans bekleidet, auf der, nach dem Lumen zu gerichtet, ein dichter Stäbchenbesatz (*St*) steht. Nach der Mitte dieser Zellhälfte zu verlaufen kurze Plasmagerüstfäden dicht nebeneinander und bilden eine Randzone (*R*), die senkrecht zur Limitans gestreift erscheint. Den Mittelraum dieser Zellhälfte erfüllt ein feines, protoplasmatisches Wabenwerk, in dem der Kern liegt. Dieser besitzt ungleichförmige, grobe Chromatinbrocken und einen oder zwei Nucleoli. Zwischen Kern und Randzone findet sich ein Bündel stark basophiler Fibrillen unregelmäßig angeordnet. In dem Wabenwerk in der Nähe des Kernes entstehen kleine Secrettropfen, welche die Limitans und den Stäbchensaum durchsetzen und als feinkörnige Masse in der apicalen Zellhälfte liegen. Von dieser Zellhälfte ist bei schwacher Vergrößerung nur die einheitliche, fädige, neue Intima (*I* in Fig. 20) zu sehen, die von der Spitze der basalen Zellkörper ungefähr um die Höhe derselben entfernt ist. Bei starker Vergrößerung sieht man, daß weite Maschen, aus Gerüstfäden gebildet, zwischen Zellkörper und Intima liegen, und zwar scheint jedem Zellkörper mit Kern eine solche Masche zuzukommen. Das Secret tritt durch die Maschen und die Intima (*I* in Fig. 23) hindurch und liegt vor derselben (*S*) in Lumen. Diese komplizierten Drüsenzellen umkleiden zahlreiche Divertikel in der Umgebung der chitinösen Vorhofswand. Zwischen dieser und der Zellintima liegt das Secret der Drüsenzellen als feinkörnige Masse. Es muß wohl befähigt sein, das Chitin weich und geschmeidig zu gestalten, da die ganze Bildung nur dazu dienen kann, die Funktion des Vorhofes als vorstülpbarer Ovopositor zu unterstützen.

d. Die Eiablage.

Ungefähr 14 Tage nach dem Verlassen des Wirtstieres beginnt die weibliche Zecke mit der Eiablage. Sie senkt dazu den Kopf weit nach unten, so daß er mit dem Schild einen rechten Winkel bildet. Diese Bewegung wird dadurch ermöglicht, daß sich das Epithel des Körpers seitlich und ventral vom Ansatz des Kopfes von der Chitincuticula abhebt, genau so, wie wir dies bei den Zellen des ausstülpbaren Vorhofes gesehen haben, wo auch das starke Chitin weich und nachgiebig gemacht werden sollte. Jedoch sind die Epithelzellen (*Z* in Fig. 1) hier nicht ganz so stark zu Drüsenzellen differenziert wie beim Vorhof.

Nach dem Senken des Kopfes wird zwischen Kragen und Schildrand eine chitinöse, klebrige Blase vorgeschoben. Im völlig ausgestreckten Zustand hat sie die Form zweier zunächst dem Schildrand in der Mittellinie verschmolzener, birnförmiger Gebilde, denen vorn innen noch zwei kleine Zäpfchen wie Stiele der Birnen aufgeheftet sind. Nun wird der ausstülpbare Vorhof als langes, quer gerieftes Rohr aus der Genitalöffnung vorgeschoben. Er ist in dieser Lage auf Textfig. 14 dargestellt, wo eine kurz vor der Ablage der Eier stehende Zecke auf ihrem hinteren Körperende zwischen Wattebäuschchen aufgerichtet und nun von oben gesehen gezeichnet ist. Die Blase (*Bl*) ist bereits gänzlich vorgestreckt. Die Palpen (*P*) sind zur Seite gelegt. Der Vorhof (*V*) wird nun noch etwas weiter vorgestreckt, bis an seiner Öffnung das Ei zutage tritt. Dieses wird von dem Rohr direkt in den Mittelausschnitt der klebrigen Blase hineingedrückt, von den beiden Zapfen gehalten und von ihnen ungefähr 2 Minuten lang herumgedreht, während der Vorhof sich zurückzieht. Sodann, wenn das Ei mit einem klebrigen Secret von der Blase überzogen worden ist, wird diese eingezogen, dabei nimmt sie das Ei mit bis an den Rand des Schildchens, unter dem sie verschwindet.

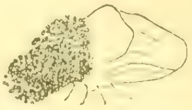


Textfig. 14.

Zecke vor der Eiablage, künstlich aufgerichtet und von rostralwärts gesehen. 12 × vergr. (schematisch). *Sch*, Schild; *Bl*, Subscutalblase; *P*, Palpen; *R*, Rüssel; *V*, Vorhof, ausgestülpt.

Dadurch erklärt es sich, wie die an der Bauchseite austretenden Eier der Zecke auf ihren Kopf gelangen, wo sie durch das Drüsensecret in einem großen Haufen aneinander kleben und dabei Kopf und Schild des Tieres fast gänzlich verdecken. Eine Zecke (*Rhipicephalus sanguineus*) mit ihrem Eihaufen ist in Textfig. 15 dargestellt.

Als ich den soeben beschriebenen Vorgang der Eiablage bei der ägyptischen Hundezecke zuerst beobachtet hatte (Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforschender Freunde, 1908, Nr. 2—3), glaubte ich, daß dieser Vorgang bisher unbekannt geblieben sei, da er in den letzten Arbeiten (DÖNITZ, SALMON, STILES u. a.), wenn die Eiablage behandelt wurde, unerwähnt geblieben war. Genaue Literaturforschungen ergaben aber, daß dieser Vorgang seit langer Zeit bekannt sei, wenn er auch nicht immer richtig gedeutet worden war. J. GÉNÉ hatte bereits im Jahre 1848 einen Eier legenden Holzbock beobachtet. Er nahm an, daß die ausgestreckte Blase das Receptaculum seminis sei, daß die Befruchtung der Eier auf diese Weise ausgeführt würde. BERTKAU kannte die Arbeit GÉNÉS nicht und beschrieb als zweiter die Eiablage von *Ixodes ricinus*. Er erkannte die Natur der Blase, als eines drüsigen Organs. Durch Berühren der Blase mit einer Nadel verhinderte er die Anfeuchtung der Eier durch dieselbe, und die Eier trockneten ein. Ich selbst habe die Versuche BERTKAUS wiederholt und kann seine Resultate über die Funktion der Blase nur bestätigen. Späterhin verfolgte SCHLECHTENDAL die Eiablage bei einer persischen und zuletzt LEWIS bei einer afrikanischen Zecke, wahrscheinlich *Amblyomma coronatum*. Der letztere beschrieb den Vorgang sehr eingehend, in der Meinung, daß er noch nicht bekannt sei.



Textfig. 15.

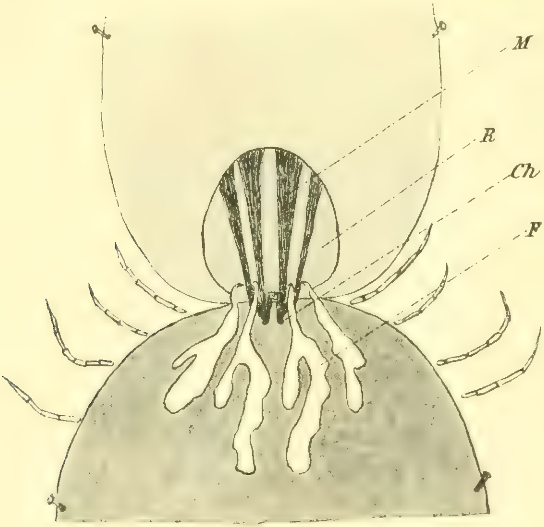
Zecke (*Rhipicephalus sanguineus*) bei der Eiablage Nat. Größe.

Es geht aus diesen Berichten hervor, daß die Eiablage bei den Ixodinae im wesentlichen auf die gleiche Weise verläuft. Bei *Rhipicephalus* und bei der persischen Zecke von SCHLECHTENDAL waren die Palpen bei dem Übertragen der Eier auf den Kopf des Weibchens beteiligt.

e. Die Subscutaldrüse des Weibchens.

Die bei der Eiablage unter dem Schildchen vorgestülpte klebrige Blase ist der zunächst der Mündung unpaare, später paarige Ausführgang einer Drüse. Diese ist passend als Subscutaldrüse zu bezeichnen, da sie in ihrer ganzen Ausdehnung dicht unter dem Schildchen liegt.

Ihr Ausführungsgang ist, da mit Chitin ausgekleidet, bereits beim frisch gehäuteten Weibchen vorhanden, wenn sich auch seine Form späterhin noch etwas ändert. Die Drüsenfollikel dagegen sind erst beim reifen Weibchen, also kurz vor Beginn der Eiablage entwickelt. Sie erscheinen bei der Präparation als vier schneeweiße, schlauchartige Gebilde mit unregelmäßig buckeligen Konturen. Sie sind in ihrer hinteren Hälfte ungleichmäßig gegabelt (*F* in Textfig. 16). Das Epithel dieser Follikel bildet sich aus hohen Cylinderzellen zu Drüsenzellen um, die beim Weibchen zu Beginn der Eiablage nicht von den Zellen der Vorhofsdivertikel zu unterscheiden sind. Dies beweist, daß die ganze Subscutaldrüse aus einer beweglichen Hautfalte, wie solche seitlich und ventral vom Kopf auch mit dem gleichen Epithel noch vorhanden sind, hervorgegangen ist.



Textfig. 16.

Die Subscutaldrüse eines Eier legenden Weibchens (Rückenhaut in der Seitenlinie losgetrennt und nach vorn geschlagen). 8 × vergr. (schematisch). *F*, Drüsenfollikel; *Ch*, Ende der Cheliceren; *M*, Muskulatur der Cheliceren; *R*, Schildchen von innen gesehen.

Durch eine starke secretorische Inanspruchnahme wird das Epithel während der Eiablage weiterhin verändert. Die früher erwähnten, zwischen Kern und Randzone gelagerten Fibrillen (vgl. Fig. 23) verschwinden, wenn die Drüse eine Zeitlang in Funktion gewesen ist. Die Stäbchen tragende Limitans sinkt an der Spitze und an den Seiten des Zellkörpers in kugelige Hohlräume ein, so daß der Zellkörper wie von runden Zähnchen unregelmäßig angenagt erscheint. Bei ganz alten Weibchen springt die Limitans überhaupt nicht mehr nach vorn vor, sondern hat sich vollständig nach der Basis hin eingebuchtet (*L* in Fig. 25), hat sich dabei sehr gestreckt, wodurch ihr Stäbchenbesatz (*St*) ein spärlicher geworden ist. Die der Limitans nach innen anliegende, quergestreifte Randzone ist schmäler geworden. In der mittleren wabigen Zone des Zellkörpers, dicht am Kern, haben sich Hohlräume gebildet. Im Kern sind gelbliche Körperchen aufgetreten. In der oberen Zellhälfte erscheint über jedem Zellkörper eine Masche (*M*) deutlich und verdickt. Von dieser ziehen dünne Gerüstfäden, unregelmäßige Maschen bildend, zur Intima (*I*), die aus Fibrillen gebildet ist. Die Basalmembran (*B*) liegt im Schnittpräparat oft weit von der basalen Zellgrenze abgehoben. Ich bin geneigt, diese Erscheinung der Wirkung von Konservierungsflüssigkeiten zuzuschieben. In der oberen Zellhälfte und im Lumen der Subscutaldrüsenfollikel liegt stets reichliches, acidophiles Secret (*S*).

Dieses tritt aus den Follikeln aus durch vier dünne Hälse, die auf dem Präparat Textfig. 16 in ihrem Ansatz zu sehen sind. Ihre Einmündung zu je zwei in die beiden Ausführgänge ist nicht sichtbar, da sie hinter die Muskeln umbiegen, welche die Cheliceren bewegen und an dem Hinterrand des Schildchens ansetzen. Diese Muskeln sind auf dem Präparat mit der Rückenhaut abgehoben und nach vorn umgeschlagen worden.

Auf Frontalschnitten wird die Lage der Follikel zu den Ausführgängen deutlich. Ein solcher ist in Fig. 24 dargestellt. Man sieht darauf, daß der Hals des äußeren Follikels (H_1) dem paarigen Ausführgang (*A*) außen seitlich aufsitzt, während der Hals des inneren Follikels (H_2) in das caudale Ende desselben einmündet. Die Darstellung besteht aus der Kombination zweier Schnitte, da eigentlich die paarigen Gänge nicht nur nach hinten, sondern zugleich, der Wölbung des Schildchens folgend, nach oben ziehen, so daß ihr caudales Ende höher liegen müßte als der Schnitt, der die Einmündung des äußeren Halses trifft.

Die Follikelhälse sind von ganz glatten Zellen mit kleinen Kernen ausgekleidet, ähnlich wie die Ausführungsgänge selbst, nur daß bei den letzteren die Zellen eine Chitinintima besitzen. Diese ist am caudalen Ende der paarigen Gänge ganz zart, nimmt aber nach vorn an Stärke zu. Die dorsale Wand des paarigen und hauptsächlich des unpaaren Ausführganges ist in das Lumen der Gänge so eingestülpt und eingefaltet, daß sie ausgestülpt die bereits beschriebene, große

Subscutalblase bilden kann. Die Art der Ausstülpung ist auf Fig. 30 gut zu sehen, wo der unpaare Subscutaldrüsengang mit seiner Mündung zwischen Schildchen und Kragen im Längsschnitt getroffen ist. Aus der Mündung (*M.S.*) beginnt die dorsale Gangwand (*Sub*) sich herauszuschieben, um die Subscutalblase zu bilden. Man bemerkt, daß dies durch Blutdruck geschieht, da der bereits vorgestülpte Teil der Blase dicht mit Blutkörperchen (*Blk*) angefüllt ist. Dabei kann das Secret der Subscutaldrüse, der ventralen Gangwand folgend, vorfließen und die austretende Blase benetzen.

Wenn wir nun noch einen Blick auf die vorhandene Literatur werfen, so finden wir darin spärliche Angaben über die Subscutaldrüse. BERTKAU hat sie herauspräpariert und beschreibt sie als zweischenkelig, jeder Schenkel mit mehreren unregelmäßig verästelten Follikeln.

CHRISTOPHERS fand bei *Ornithodorus* eine zweischenkelige, bei *Rhipicephalus* eine vierschenkelige »Kopfdrüse«, deren Funktion er als unbekannt bezeichnet.

E. NORDENSKIÖLD sah die Drüse beim unreifen Weibchen. Ihre Funktion und ihre definitive Form kannte er nicht. Er nannte sie nach ihrer Lage Subscutaldrüse, diesen Namen habe ich beibehalten. In Fig. 22 seiner bereits mehrfach erwähnten Arbeit bildet er auf einem Längsschnitt den unfertigen, paarigen Ausführungsgang ab, dem zwei kurze Drüsenschläuche aufsitzen. An den cylindrischen Zellen dieser »Tubuli« beschreibt er genau einen Secretionsvorgang, Secrettropfen, Secretröhrchen usw. Er wußte nicht, daß er ein funktionsunfähiges Entwicklungsstadium vor sich hatte. Die von ihm beschriebenen »Drüsen« sind die Anlagen von Hals- und Follikelzellen, wie sie sich beim Weibchen sogleich nach Verlassen des Wirtstieres finden.

VIII. Coxaldrüse.

Die Coxaldrüsen von *Ixodes ricinus* sind bei Larve, Nymphe und hungrigem Weibchen nicht auffindbar. Erst beim Eier legenden Weibchen sind sie entwickelt und liegen nun als ein paariges Organ in den seitlichen Dritteln des Körpers, die durch die Transversalmuskulatur begrenzt werden. Die Drüsen beginnen unter der Coxa des dritten Beinpaares als ventrale Stränge, von denen sich drei seitliche Lappen abzweigen. Auf einem Querschnittsbild (Fig. 26) ist der Verlauf der Lappen (L_1, L_2, L_3) zwischen den Darmdivertikeln zu sehen. In der Gegend der Coxa I finden sich nur noch der erste und der zweite Lappen, die hier auch ihr Ende finden. Der ventrale Mittelstrang verjüngt sich und steigt neben dem Speicheldrüsengang zum Kopfe auf. Hier liegt im Kragen unter den Porenfeldern ein unpaarer Drüsenabschnitt. Es war zu sehen, daß er mit der Coxaldrüse der einen Seite in Verbindung stand; ob auch mit der der andern Seite, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen.

Die Coxaldrüse besteht aus einer ganzen Anzahl großer Drüsenzellen, von denen eine in Fig. 27 dargestellt ist. In der Mitte der Zelle liegt ein großer Kern (*K*), der mehrere Nucleolen und mit Thiazinrot blaß färbbare Chromatinkörnchen enthält. Das Plasma der Zellen ist bis auf eine gelockerte Randzone von dichten Gerüstfäden erfüllt, die zwischeh sich kleine Röhrchen zu fassen scheinen. In der Umgebung des Kernes liegen zahlreiche, stark basophile Fibrillen, nicht in der Richtung der übrigen Plasmagerüstfäden, sondern unregelmäßig zwischen ihnen zerstreut, oder der Rundung des Kernes folgend.

Durch das Plasma der Zellen zieht sich ein System von verästelten, gewundenen Excretkanälen (*E*). Diese sind gegen das Plasma durch eine zarte Limitans deutlich abgegrenzt. Innerhalb der Limitans springen in das Lumen der Excretkanäle wie Zacken die Querschnitte starker Fibrillen vor, welche einen Stäbchensaum vortäuschen. Bei genauerer Betrachtung sieht man, daß einzelne der vermeintlichen Stäbchen sich als Fibrille zur gegenüberliegenden Kanalwand fortsetzen, andre bis in die Mitte des Lumens reichen, je nachdem sie auf dem Schnitt gerade getroffen sind. In der Umgebung der Excretkanäle finden sich Vacuolen im Plasma. Der Kern sendet öfters spitze oder lappige Ausläufer zu den Kanälen hin.

Bei alten Weibchen findet sich sehr viel weniger Plasma in den Coxaldrüsenzellen. Die basophilen Fibrillen am Kern sind verschwunden. Die Excretkanäle haben um das Dreifache an Größe zugenommen, sie erscheinen als prall gefüllte, blasenförmige Räume. Bei dieser Ausdehnung sind die zuvor beschriebenen Fibrillen innerhalb der Limitans so gestreckt worden, daß sie mit ihrem Querschnitt nicht mehr ins Lumen hineinragen. Die Wandung der Excretkanälchen erscheint also nun ganz glatt.

Grenzen zwei oder mehrere Coxaldrüsenzellen aneinander, so bilden sie zwischen sich einen gemeinsamen, unscharf umsäumten Hohlraum aus. Ein solcher liegt in Fig. 27 auf der rechten Seite der Zelle, er ist dieser und einer darunter liegenden gemeinsam. Es scheint, als ob diese Hohlräume durch feine Röhrchen mit den Excretkanälen kommunizieren. Jedenfalls treten aus den Hohlräumen die sehr zarten Ausführgänge aus, die zum ventralen Drüsenzellstrang und von dort nach vorn ziehen. Aus einer einzeln liegenden Drüse tritt an der Spitze ein Bündel von Ausführgängen heraus. Ein solches ist in Fig. 27 bei A_1 quer getroffen, es ist noch von einer dicken Plasmahülle umgeben. In einiger Entfernung von der Drüsenzelle schwindet die Hülle. Es treten dann in ziemlich weiten Abständen kleine Kerne neben den Ausführgängen auf. Bei A_2 ist ein sehr starkes Bündel von Ausführgängen längs getroffen. Zuweilen bilden nur drei der zarten Ausführgänge ein Bündel. Ein solches ist natürlich schwer in seinem Verlauf zu verfolgen. Da die Coxaldrüse den Raum einnimmt, den die jetzt zerfallene Speicheldrüse inne hatte, so liegen ihre Drüsen den Speichelgängen dicht auf und können die Täuschung hervorrufen, als ob diese die Ausführungsgänge der Coxaldrüsen wären.

Was nun die Ausmündung dieses Organs nach außen anbelangt, so habe ich wohl gesehen, daß ein Drüsenlappen in die Coxa des ersten Beines eintrat. Einen Ausmündungsporus habe ich jedoch nicht finden können, was sein Vorhandensein nur wenig in Frage stellt, da die Schnitte durch die harte Coxa selten lückenlos sind. Es wäre nicht leicht anzunehmen, daß ein so großes Organ ohne Ausmündung bliebe. Anderseits spricht die kugelige Auftreibung der Excretkanäle bei alten Weibchen für eine Excretaufspeicherung in denselben.

Über die Natur des Excretes kann ich vorläufig gar keine Angaben machen. Ich habe es nie durch Farbreaktionen darstellen können. Ich nehme an, daß es in den Schnittpräparaten durch die Carnoysche Konservierungsflüssigkeit ausgezogen worden ist. Daß die Drüsenzellen wirklich excretorisch tätig sind, dafür spricht, außer ihrer deutlichen Lagerung als Coxaldrüse, auch die große Ähnlichkeit, die sie mit den Nierenzellen des Blutegels haben, welche von K. C. Schneider abgebildet worden sind.

Bisher hatte man das Fehlen der Coxaldrüsen als für alle Milben besonders charakteristisch angesehen. Der einzige, der eine Coxaldrüse bei Zecken beschreibt, ist Christophers bei *Ornithodorus*, allerdings auch nur in einer kurzen Notiz. Er hat bei *Ornithodorus* flaschenförmige Gebilde gesehen, die bei Coxa III beginnen und auf dem Gelenk von Coxa I ausmünden. Er gibt an, daß sie eine Menge klarer, leicht alkalischer Flüssigkeit ausscheiden. E. Nordenskiöld hat im Kopf eines Weibchens eine Zelle dieses Organs gesehen, wahrscheinlich eine Zelle, die zum unpaaren Kopflappen gehörte. Er hat über diese »Riesenzelle« eine besondere Mitteilung im Zool. Anzeiger veröffentlicht (Vol. 30 No. 18). Er beschreibt darin Plasma, Kern und Secretkanäle mit dickem Stäbchensaum. Ausführungsgänge hat er nirgends finden können.

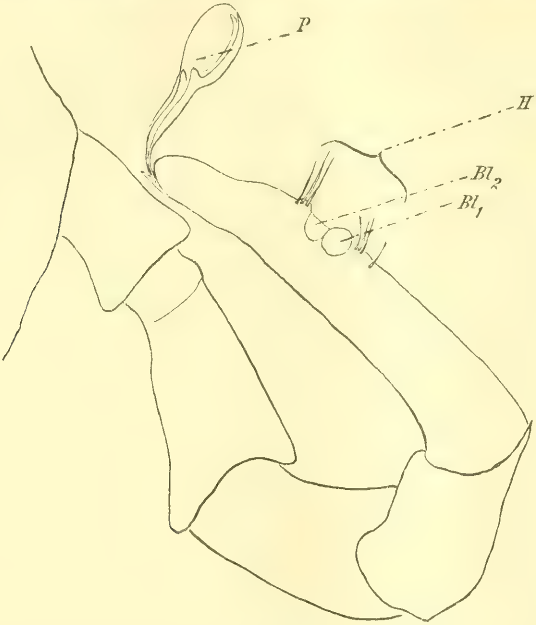
IX. Sinnesorgane.

Von den Sinnesorganen der Zecken ist das bekannteste das Hallersche Bläschen oder Hallersche Gehörorgan. Es liegt am ersten Beinpaar, an der hinteren Fläche des letzten Gliedes jederseits und kommt jedem Entwicklungsstadium der Zecke zu. Im Jahre 1881 sah es G. Haller an einem Totalpräparat vom Holzbock und beschreibt es als ein Bläschen, dem sich noch ein zweites, kleines anfüge. In dem Bläschen sah er einen großen und einen kleinen Stein und sprach deshalb das Ganze als Gehörorgan an.

Als ich zuerst von einem Gehörorgan bei Zecken las, fragte ich mich, was den Tieren eigentlich ein solches Organ nützen könne, wenn sie auf langen Gräsern am Rande von Waldwegen sitzen und auf ein Wirtstier warten. Es müßte denn schon so hoch entwickelt sein, daß sie das Rascheln des trockenen Laubes im Winde von dem Nahen ihrer Beute unterscheiden könnten. Als ich dann lebende Zecken beobachtete, sah ich, daß sie das fragliche erste Beinpaar genau so gebrauchten, wie die Insekten ihre Antennen. Sie tragen es bei unsicherem Lauf weit ausgestreckt vor sich her und bewegen es fächelnd in der Luft auf und ab. Beim Sitzen halten sie es so, wie es in Textfig. 17 für das erste rechte Bein dargestellt ist, nämlich eingeschlagen, so daß das Hallersche Organ (*H*) nach vorn gewendet ist[1]. Bei den Insekten ist nun die Antenne der Sitz des Geruchssinnes. Daß auch die Zecken ein ausgezeichnetes Geruchsvermögen haben, war bei ihrer Ernährungsweise von vornherein anzunehmen. Man kann sich aber auch leicht davon überzeugen, wenn man in die Mitte einer Glasschale, in der sich hungrige Zecken befinden, seinen Finger steckt. Sehr bald werden alle ihre Marschrichtung ändern und auf den Finger zulaufen. Es galt nun den Sitz dieses Sinnes festzustellen. Ich amputierte deshalb einigen Zecken das erste Beinpaar. Außerdem hatte ich unter meinen Tieren zwei Exemplare, denen von Natur das linke erste Bein fehlte. Ich stellte nun den Zecken eine in Xylol getauchte dünne Präpariernadel in ihren Weg. Die gesunden Tiere drehten auf 2 cm Entfernung hastig vor der Nadel um. Die amputierten liefen gegen sie an, wandten sich dann allerdings auch heftig ab. Die von Natur verkümmerten Tiere drehten rechtzeitig um, wenn die Nadel gerade oder ein wenig rechtseitig vor ihnen stand, liefen aber, wenn ich die Xylolnadel links seitlich von ihrem Weg aufgestellt hatte, dagegen an, um sodann auch hastig umzukehren. Es zeigte sich also, daß das feine Geruchsvermögen der Zecken auf Entfernung hin durch ein Organ des ersten Beinpaares, durch das Hallersche Bläschen vermittelt wurde.

---

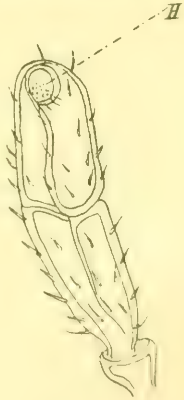
[1] Die Zecken pflegen das fragliche Glied häufig zu reinigen, wie es die Insekten mit ihren Antennen tun, und zwar schlägt die Zecke zu diesem Zweck die Haftscheibe (*P*) des zweiten Beines gegen das letzte Glied nach vorn so ein, daß nur ein spaltförmiger Hohlraum dazwischen bleibt. In diesen Hohlraum legt sie das erste Bein der gleichen Seite und zieht dieses heftig und wiederholt durch den Spalt hindurch.



Textfig. 17.

Aufsichtsbild des ersten rechten Beines einer Nymphe in Ruhelage. 60 × vergr. *H*, Hallersches Organ; *P*, Pulvillum od. Haftscheibe; Bl_1, große Blase; Bl_2, kleinere Blase.

Wie konnte nun aber ein derartiges Organ, eine geschlossene Blase mit Steinen darin, Geruchsreize aufnehmen? Auch dieses sollte sich klären. Das Organ ist eben ganz anders gebaut, als Haller nach seinem Präparat angenommen hatte. Es war auch schon mehrfach bei äußerer Betrachtung richtig beschrieben und abgebildet worden, z. B. von Salmon und Stiles, war aber immer weiter als Gehörorgan gedeutet worden. Nur J. Wagner hat Zweifel an dieser Funktion ausgesprochen. Es besteht aus zwei bläschenförmigen Vertiefungen, die aber nicht allseitig geschlossen sind, wie dies bei einem Aufsichtsbild der Fall zu sein scheint, sondern die äußere Blase (Bl_2 in Textfig. 17) hat eine weite Öffnung von der Form eines Kugelzweiecks, die innere (Bl_1) hat eine schmale spaltförmige Öffnung, wie sie auf dem Längsschnittsbild Fig. 28 bei *Sp* zu sehen ist. Auf dem Grunde der Vertiefungen stehen lange starre Sinnesborsten (*B*) in der kleinen äußeren sieben, in der großen inneren neun. Da sie senkrecht auf dem Boden der Gruben wie auf der Innenfläche einer Kugel stehen, so sind ihre Spitzen gegeneinander und auf die Öffnung der Gruben zu gerichtet. Auf dem in Fig. 28 abgebildeten Schnitt ist nur die innere Grube (Bl_1) quer getroffen, von der äußeren (Bl_2) ist die vordere Wand angeschnitten, da sie nicht in der gleichen Ebene, sondern ein wenig nach hinten gerückt liegt. Dagegen liegt der vor der äußeren Grube gelegene Sinneshöcker (*S*) im Schnitt, der sechs bis acht ungemein lange Haare trägt, welche mit einem chitinigen Endkolben in den Höcker eingesenkt sind. Unter diesen Haaren, sowie unter den Sinnesborsten der beiden Gruben liegen dichte Haufen von Sinneszellen, deren Fortsätze sich an der Basis der zweiten Grube zu einem Nerv (*N*) vereinigen. Nach innen zu von der zweiten Grube steht ein Büschel von Haaren (*H*), die sich nicht von der übrigen Körperbehaarung unterscheiden, also wohl nur dem Schutze des Organs dienen und keine Geruchsempfindung vermitteln.



Textfig. 18.

Ventrale Ansicht des linken Palpus eines Weibchens. 30 × vergr. *H*, viertes Glied, Tasthöcker.

Das Vermögen, ohne HALLERsches Bläschen nahe Gerüche aufzunehmen, beruht wahrscheinlich auf über den Körper zerstreuten, einzelnen Geruchshaaren.

Augen hat der Holzbock in keinem Entwicklungsstadium. Tast- und Temperatursinn sind an der ganzen Körperoberfläche vorhanden und haben wohl auch ihren Sitz in den den Körper bedeckenden Haaren.

Ein besonderes Sinnesorgan, wahrscheinlich ein Tastorgan, stellt das letzte Glied am Außenast der Pedipalpen vor. Dieses sitzt dem vorletzten Glied an der ventralen Fläche als kurzer beweglicher Höcker auf (*H* in Textfig. 18), der mit steifen, stumpfen Borsten besetzt ist. PAGENSTECHER hatte bereits vermutet, daß es sich hier um ein Sinnesorgan handle. Die Lage am Ende der Palpen spricht für ein Tastorgan, da diese die Haut vor dem Einbohren des Rüssels untersuchen. Ein Querschnitt durch den Palpus, wie der auf Fig. 29 dargestellte, trifft den Höcker mit drei seiner Sinnesborsten (*B*) und den darunter liegenden Sinneszellen (*Z*), die zusammen ein flaschenförmiges Organ bilden. Der herantretende Nerv, der im ganzen mehr dorsal verläuft, ist auf der Figur an einer Stelle (*N*) angeschnitten. Die den Höcker bewegende feine Muskulatur ist nicht getroffen. Dagegen ist die gelenkige Verbindung (*G*) von Höcker und drittem Palpenglied zu sehen.

Ein Sinnesorgan der Zecken, das nur dem erwachsenen Weibchen zukommt, liegt unter dem von den Systematikern zur Beschreibung der Arten verwendeten Porenfeld. Das Porenfeld liegt bei *Ixodes ricinus* der Basis des Pedipalpenaußenastes jederseits an, es ist auf der Textfig. 1 abgebildet, wie es bei schwacher Vergrößerung in der Aufsicht erscheint. Es ist ein nur wenig erhöhtes Feld, das dicht von Hautporen durchsetzt ist. Beim hungrigen Weibchen liegen birnförmige Zellhaufen unter den Poren; während des Saugens bildet sich das eigentliche Organ aus, kann also nur zu der nach dem Saugen erfolgenden Eiablage in Beziehung stehen. Da ich über die nähere Funktion des Organs nur haltlose Vermutungen haben kann, so möchte ich es Porenfeldorgan nennen. Es besteht aus eiförmigen Zellen, die nach außen einen feinen perzeptorischen Fortsatz in die Poren entsenden, nach innen in fibrilläre Ausläufer ausstrahlen, die sich zu einem Nerv vereinigen, der vorn seitlich in das Gehirn einmündet; das linke und das rechte Porenfeld stehen durch nervöse Fibrillen untereinander in Verbindung. Das Organ ist in Fig. 30 auf einem Längsschnitt getroffen, Poren (*P*), Sinneszellen (*S*) und Nerv (*N*) sind bei schwacher Vergrößerung dargestellt. Von den früheren Autoren haben Bonnet und Williams das Porenfeldorgan für ein Sinnesorgan gehalten. Den feineren, cytologischen Bau dieses und der übrigen Sinnesorgane behalte ich mir an einer größeren tropischen Zeckenform zu untersuchen vor, da die Verhältnisse bei dem kleinen Holzbock mit seinem besonders harten Chitin besonders ungünstig für eine solche Untersuchung liegen.

Berlin, im Januar 1909.

Literaturverzeichnis.

A. Batelli, Note anatomo-fisiologiche sugli Ixodini. Bull. Soc. entomol. Italiana 1891.

Ph. Bertkau, Aus der Lebens- u. Fortpflanzungsgeschichte unsrer Zecke Ixodes ricinus. Verh. d. naturhist. Vereins d. preuß. Rheinlande u. Westfalen. Bonn 1881.

A. Bonnet, Sur l'anatomie et l'histologie des Ixodes. C. R. Acad. d. Sciences Paris. T. CXLII. 1906.

S. R. Christophers, The Anatomy and Histology of Ticks. Scientific Mem. by Officers of the Med. and Sanit. Depart. of the Government of India. 1906.

Claus-Grobben, Lehrbuch der Zoologie. Marburg 1905.

W. Dönitz, Die wirtschaftlich wichtigen Zecken. Leipzig 1907.

J. Géné, Memoria per servire alla storia naturale degli Ixodi. Mém. d. R. Acad. Sc. d. Torino. Sér. 2. T. IX. 1848.

G. Haller, Vorläufige Bemerkungen über die Gehörorgane der Ixodiden. Zool. Anz. Bd. IV. 1881.

Jaworowski, Die Entwicklung der sogenannten Lungen bei d. Arachniden. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.

Kossel, Weber, Schutz, Miessner, Arb. Gesundheitsamt Berlin. Bd. XX.

R. T. Lewis, A Contribution to the Life-History of Ixodes reduvius. Journ. Quek. Micr. Club. London. Vol. VII. 1900. Journ. of the R. Micros. Soc. 1892.

J. MacLeod, Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Arch. d. Biol. T. V. 1884.

E. Nordenskiöld, Zur Anatomie und Histologie von Ixodes reduvius. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XXV. 1908. Zool. Anz. Vol. XXVIII u. XXX.

Nuttall, Cooper, Smedley, The Buccal Apparatus of a Tick. Report 75th Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. 1905.

H. A. Pagenstecher, Beiträge zur Anatomie der Milben. Leipzig 1860.

Salmon and Stiles, Cattle Ticks of the United States. 17th Ann. Rep. of the Bur. of Animal Industries. 1900.

K. Samson, Die Eiablage u. die Larve der Zecke Rhipicephalus sanguineus. Sitzungsbericht d. Gesellsch. naturf. Freunde. 1908.

H. R. v. Schlechtendal, Über das Eierlegen der Ixodes-Weibchen. Jahresbericht d. Ver. f. Naturkunde zu Zwickau 1891.

K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie. Jena 1902.

J. Wagner, Die Embryonalentwicklung von Ixodes calcaratus. Trav. d. l. Soc. d. Naturalistes d. St. Pétersbourg. Vol. XXIV. 1894.

S. R. Williams, Anatomy of Boophilus annulatus. Proceed. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. XXXII. 1905.

W. Winkler, Das Herz der Acarinen. Arb. zool. Inst. Wien. Vol. VII. 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe Zeissscher Achromate, der apochromaten Zeissschen Ölimmersion 2 mm und mit Abbéschem Zeichenapparat angefertigt.

Tafel IX—XII.

Fig. 1. Vorderer Teil eines medianen Sagittalschnittes durch ein Eier legendes Weibchen. 30 × vergr. *Ch*, Cheliceren; *Kr*, Kragen; *Sch*, Chelicerenscheide; *d*, dorsale Mundhöhle; *v*, ventrale Mundhöhle; *Pl*, elastische Platte; *M*, ungeteilte

Mundhöhle; *H*, Hypostom; *h*, heberartiges Rohr des Saugorgans; *g*, gerades Rohr desselben; *m*, Muskeln; *E*, Erweiterung des Oesophagus; *Mi*, Mitteldarm; *F*, Falte desselben an der Einmündung des Oesophagus; *Ao*, Aorta; *S*, Aortensinus; *Gu*, unteres Schlundganglion; *Go*, oberes Schlundganglion; *D*, Durchtritt des Oesophagus in den Sinus; *Kd*, dorsaler Fortsatz der Kopfaorta; *Kv*, ventraler Fortsatz der Kopfaorta; *G*, Genitalöffnung; *Z*, abgehobenes, verändertes Epithel; *Sub*, Subscutaldrüsengang.

Fig. 2. Mitteldarmzellen eines frisch gehäuteten Weibchens, längs getroffen. 500 × vergr. *M*, Muskulatur; *B*, Basalmembran; *K*, Kern; *N*, Nährkugeln; *E*, excretbeladene Zelle im Lumen.

Fig. 3. Mitteldarmzellen eines hungrigen Weibchens, längs getroffen. 220 × vergr. Bezeichnungen wie Fig. 2.

Fig. 4. Mitteldarmzellen eines Weibchens, 6 Tage nach dem Saugen, längs getroffen. 500 × vergr. Bezeichnungen wie Fig. 2. *F*, Fibrillen; *kl*, kleine basale Zellen; K_1, deren Kerne; *gr*, große resorbierende Zellen; K_3, deren Kern; *r*, rote Kugeln; *Z*, nachwachsende Zelle; K_2, deren Kern; *I*, Intima.

Fig. 5. Mitteldarmzellen eines Weibchens, 10 Tage nach dem Saugen, längs getroffen. 500 × vergr. Bezeichnungen wie Fig. 2 u. 4. *T*, Kern einer basalen Zelle in Teilung; *bl*, blaue Tröpfchen der resorbierenden Zelle.

Fig. 6. Mitteldarmzelle eines Weibchens kurz vor Beginn der Eiablage, längs getroffen. 500 × vergr. *r*, rote Kugeln; bl_1, blaue, wasserhelle Tröpfchen; bl_2, blaue Tröpfchen mit schwarzem Ring; *e*, Excretkörner und -kügelchen; *I*, Intima; *V*, Vacuole der Nährkugeln.

Fig. 7. Mitteldarmzellen eines Weibchens gegen Ende der Eiablage, längs getroffen. 125 × vergr. *Z*, stark vorgewölbte Zelle; *I*, Intima; Z_1, abgelöste Zelle; K_1, deren Kern; *N*, Nährkugeln; *kl*, kleine basale Zelle.

Fig. 8. Schnitt durch die Basis einer Pyramidenzelle nebst Speicheldrüsenausführgang von der hungrigen Larve. 1000 × vergr. *R*, Randzone; *K*, Kern; *M*, Mittelzone; *H*, basaler Hohlraum; *F*, die seine Wand bildenden Gerüstfäden; *Sch*, Schaltzellen; *A*, Ausführgang der Speicheldrüse.

Fig. 9. Schnitt durch ein Speicheldrüsenbläschen nebst Ausführgang von der hungrigen Larve. 1000 × vergr. *F*, Funduszellen des Bläschens; *M*, Mündungszellen; *S*, Secretkugeln; *Ch*, Chitinverdickung in der Wand des Ausführkanals; *A* u. *Sch* wie Fig. 7.

Fig. 10. Querschnitt durch die Stigmenplatte und Atemhöhle eines Weibchens (Stigma nicht getroffen). 125 × vergr. *L*, Chitinleisten der Platte; *St*, die diese tragenden Stäbchen; *Kh*, umgebende Körperhaut; *A*, Atemhöhle; *F*, Mittelfalte der ventralen Rohrwand; *Tr*, Tracheen; *R*, sichelförmiges Rohr; *d*, dorsale Rohrwand; *v*, ventrale Rohrwand; *H*, Häkchenbesatz der hinteren Wandfläche; m_1, dorsaler Muskel; m_2, ventrale Muskeln.

Fig. 11. Querschnitt durch Stigmenplatte und Atemhöhle einer Nymphe (Stigma getroffen). 220 × vergr. *Fe*, helles Feld; *P*, Porenkanal; sonst wie Fig. 10.

Fig. 12. Längsschnitt durch das Herz eines Weibchens, zwei Ostien getroffen (die Ventralseite liegt oben). 125 × vergr. *Tr*, unter den Ostien liegender Trichter.

Fig. 13. Längsschnitt wie Fig. 12, nur um 10 μ der Mittellinie genähert. 125 × vergr. *Kl*, Klappe im Trichter.

Fig. 14. Querschnitt durch die seitliche Herzwand eines Weibchens (kontrahiert). 1000 × vergr. *K*, Kern; *M*, längsgetroffene Myen; *S*, Myosark; *L*, Myolemm; *Mq*, quergetroffene Myen; *Q*, Querstreifen.

Fig. 15. Querschnitt durch die Kopfaorta eines Weibchens. 500 × vergr. *M*, elastische Membranen der Wandung; *Blk*, Blutkörperchen; *Z*, Zellen des Oesophagus; *R*, Ringmuskeln desselben.

Fig. 16. Fettzellenstrang eines Eier legenden Weibchens. 500 × vergr. Z_1, unverwandelte Zelle; Z_2, Zelle in Auflösung; Z_3, fettführende Zelle; *k*, chromatische Körnchen; *Blk*, Blutkörperchen.

Fig. 17. Querschnitt durch den caudalen Teil der Scheide, durch Verbindungsrohr (*R*) und Uterus (*U*) eines hungrigen Weibchens. 125 × vergr. *Ov*, rechtes Ovar; *Ei*, rechter Eileiter; *Sp*, Spermatozoenballen in der Scheide; *H*, Spermatozoenhülle; *Ch*, Chitinintima der Scheide; *D*, Durchtrittsstelle der Spermatozoen; Sp_2, Spermatozoen im Uterus.

Fig. 18. Teil eines Querschnittes durch das Ovar vom Weibchen zu Beginn der Eiablage. 125 × vergr. O_1, Ei ohne Dotter; O_2, Ei mit Dotter.

Fig. 19. Teil eines Querschnittes durch den Oviduct mit beschaltem Ei (O_3) vom Eier legenden Weibchen. 220 × vergr. Z_1, Oviductzellen in natürlicher Form; Z_2, Oviductzellen abgeplattet; *Sch*, Eischale; *M*, Ringmuskulatur; *H*, bindegewebige Hülle.

Fig. 20. Längsschnitt durch die Scheide eines Weibchens zu Beginn der Eiablage. 30 × vergr. *U*, Uterus; *Sch*, erster Scheidenabschnitt; *Dr*, Scheidendrüse; *P*, Papillen auf der Chitinintima; *M*, Rückziehmuskulatur; *E*, verändertes Epithel des Vorhofs; *I*, neue Intima; *Ch*, Chitinauskleidung des Vorhofes; *G*, Genitalöffnung.

Fig. 21. Teil eines Querschnittes durch den ersten (caudalen) Scheidenabschnitt vom Eier legenden Weibchen. 500 × vergr. *Z*, Zellen der Scheidenwandung; *B*, Ringmuskelbündel; *F*, Fibrille; *I*, Chitinintima; *L*, einspringendes Scheidenlumen.

Fig. 22. Teil eines Querschnittes durch die Scheidendrüse vom Eier legenden Weibchen. 500 × vergr. *S*, Secrettropfen; *R*, Ringmuskulatur.

Fig. 23. Teil eines Querschnittes durch einen Divertikel des Vorhofsepithels vom Eier legenden Weibchen. 500 × vergr. *B*, Basalmembran; *R*, Randzone; *St*, Stäbchensaum; *S*, Secret am Kern und im Lumen; *I*, neue Intima.

Fig. 24. Frontalschnitt durch die Subscutaldrüse eines Weibchens zu Beginn der Eiablage. 30 × vergr. *A*, paariger Ausführungsgang; H_1, Hals des äußeren Follikels; H_2, Hals des inneren Follikels; *E*, Epithel des Follikels wie Fig. 23; *Ch*, Cheliceren; *Sch*, Schildchen.

Fig. 25. Teil eines Querschnittes durch einen Subscutaldrüsenfollikel vom Weibchen gegen Ende der Eiablage. 500 × vergr. *B*, Basalmembran; *St*, Stäbchensaum; *L*, Limitans; *S*, Secret; *M*, dicke Masche; *I*, Intima.

Fig. 26. Rechtes Drittel eines Querschnittes durch ein Eier legendes Weibchen auf der Höhe von Coxa III. 25 × vergr. L_1, L_2, L_3, Lappen der Coxaldrüse; *Tr*, Transversalmuskulatur; *D*, Darmdivertikel; *Ov*, Oviduct mit Ei; *R*, Restkörper der Speicheldrüse.

Fig. 27. Querschnitt durch einen Coxaldrüsenlappen vom reifen Weibchen. 500 × vergr. *K*, Kern einer Coxaldrüsenzelle; *H*, Hohlraum; A_1, Bündel von

Ausführgängen, quer getroffen; *E*, Excretkanal; *A_2*, Bündel von Ausführgängen, längs getroffen.

Fig. 28. Längsschnitt durch das rechte HALLERsche Organ eines Weibchens. 220× vergr. *Bl_1*, große Blase; *Bl_2*, kleinere Blase; *S*, Sinneshöcker; *B*, Sinnesborsten; *Sp*, Spaltförmige Öffnung der großen Blase; *H*, schützendes Haarbüschel; *N*, Nerv.

Fig. 29. Querschnitt durch das dritte Palpenglied mit Tasthöcker (viertem Glied) vom Weibchen. 220× vergr. *B*, stumpfe Sinnesborste; *Z*, Sinneszellen; *N*, angeschnittener Nerv; *G*, Gelenk.

Fig. 30. Vorderer Abschnitt eines Sagittalschnittes durch ein Eier legendes Weibchen (rechts nahe der Mittellinie geführt). 30× vergr. *P*, Hautporen; *S*, Sinneszellen; *N*, Nerv; *Sp*, Speicheldrüsenausführgang; *M*, Mundrohr; *v*, ventrale Mundhöhle; *d*, dorsale Mundhöhle; *M. S*, Mündung des Subscutalganges; *Sub*, dorsale, gefaltete Wand desselben; *Blk*, Blutkörperchen in der Subscutalblase.

Beobachtungen über den Regenerationsprozeß bei den Enteropneusten.

Von

C. Dawydoff.

(Zoologisches Laboratorium der k. Akademie der Wissensch. St. Petersburg.)

Mit Tafel XIII—XVI und 23 Figuren im Text.

Die Frage über die Regeneration der Enteropneusten ist in der Literatur fast unberührt geblieben. Außer meinen Bemerkungen (C. DAWYDOFF, 02 und 07), von denen die beiden letzteren eine durchaus erforderliche Ergänzung zu vorliegender Arbeit darstellen, gibt es keine speziell dieser Frage gewidmete Abhandlung.

Wir verdanken SPENGEL die Entdeckung der Tatsache, daß *Ptychodera minuta* Kow. den vorderen Körperteil zu regenerieren vermag.

In seiner bekannten Monographie (SPENGEL, 93) widmet der Verfasser, nach Feststellung dieser Tatsache, der Frage nur einige Zeilen und gibt einige Abbildungen von *Ptychodera*, welche die vorderen Segmente regenerieren. Wir finden bei SPENGEL den Hinweis auf eine Entstehung des Nervenrohres durch Invagination (S. 437), desgleichen flüchtige Hinweise über die Bildung des Rüsselcöloms; auch dieser Hinweis ist jedoch negativer Natur, da Verfasser nur die Angabe macht, daß an der Bildung des Rüsselcöloms die Darmelemente keinen Anteil nehmen. Darüber jedoch, wie dieses Organ entsteht, schreibt SPENGEL nicht (S. 684).

Die einzige Arbeit, in welcher der Verfasser der Regeneration einen gewissen Platz einräumt, ist die Monographie von WILLEY (99). Jedoch auch dieser Autor, welcher einige Seiten (S. 245—247) seinen Beobachtungen über die Regeneration von *Ptychodera flava* Eich. aus dem Stillen Ozean widmet, berührt nur vorübergehend die organogenetischen Prozesse. Es findet sich z. B. in dieser Arbeit die Beschreibung des Entstehungsprozesses des Kragennerven durch

Invagination (Taf. XXXII, Fig. 66, 67, 68), jedoch keine Befunde über die Regeneration der Rüsselorgane.

Nach dem Erscheinen meiner vorläufigen Mitteilung sind keine weiteren Literaturangaben über Forschungen in dieser Fage erschienen.

Material. Untersuchungsmethoden.

Das Material über die Regeneration der Enteropneusten begann ich bereits im Sommer 1900 während meines Aufenthaltes in der Zoologischen Station in Neapel zu sammeln; hier war mein Untersuchungsobjekt *Ptychodera minuta* Kow. (*Glossobalanus minutus*).

Während meines Aufenthaltes in den Tropen (1903) am Ufer von Holländisch Neuguinea (nicht weit von Etnabay) fand ich einige Zehner von Exemplaren einer kleinen *Ptychodera*, welche sich von der Mittelmeerform nur durch einige sekundäre Merkmale unterscheidet. Dieses kleine Material ergab mir recht wertvolle Resultate.

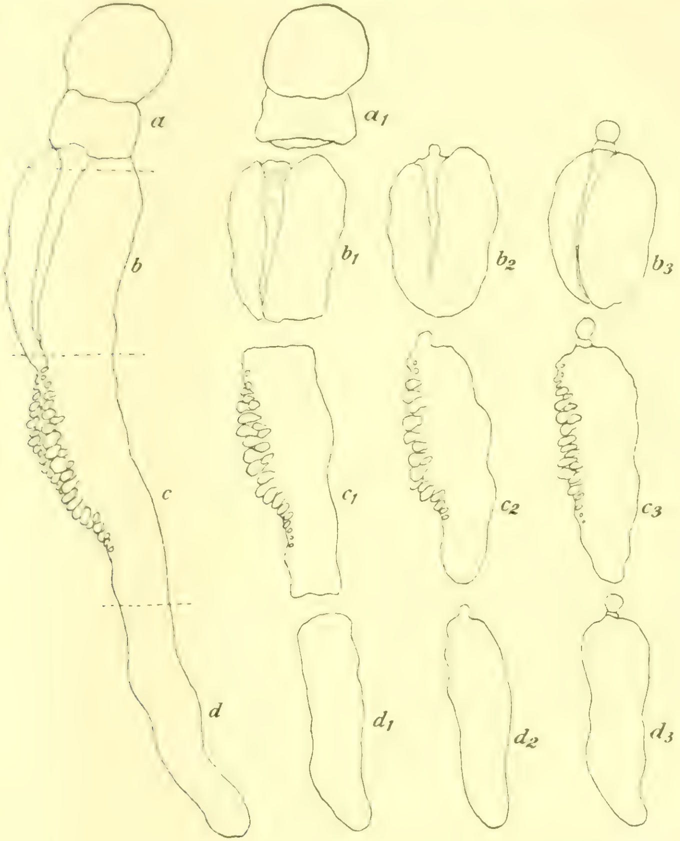
Die Mittelmeerform von *Ptychodera* zeichnet sich durch große Lebensintensität aus. Es sind ungemein anspruchslose Tiere, welche jegliche Art Experimente, Verletzungen und Amputationen vortrefflich ertragen. Einstmals stieß z. B. ein amputiertes Exemplar mit dem vorderen Körperende — der Wundfläche — auf ein spitzes Stäbchen, zog auf dasselbe seinen ganzen Körper und regenerierte dabei, gleichsam auf einen Pfahl gesetzt, den amputierten Rüssel. Ein andres Exemplar war auf einer Seite auf dem Niveau der Lebersäcke, auf der andern an der Grenze des Kragens und Rumpfes amputiert, außerdem der Länge nach längs der Bauchlinie aufgeschnitten, platt ausgebreitet, und regenerierte den Rüssel und den Kragen wie ein vollkommen normales Tier.

Der amputierte Rüssel — allein oder mit einem Teil des Kragens — lebt sehr lange. Ich hielt derartige Rüssel im Verlaufe von 2 Monaten im Aquarium, wobei in denselben energische Reduktionsprozesse und Prozesse einer Gewebsumdifferenzierung vor sich gingen. Leider fehlte es mir an Zeit, derartige isolierte Rüssel längere Zeit aufzubewahren.

Ptychodera kann in einfachen Glasgefäßen mit Wasser gehalten werden, es verlangt nicht einmal ärierte Aquarien.

Die Amputation wurde vermittels einer Schere ausgeführt. Gewöhnlich zerschnitt ich das Tier entweder in der Mitte des Kragens oder hinter den Kiemen (im Gebiet der Gonaden), oder aber ich schnitt von ganzen Exemplaren den Schwanzteil ab (Textfig. 1).

Ist der Rüssel an der Basis amputiert, d. h. der Stiel durchschnitten, so wird der größte Teil der Organe aus den Resten derselben durch einfaches Auswachsen regeneriert, wobei der Rüssel sehr rasch regeneriert wird. Nach 48—60 Stunden war bei dem amputierten Tier bereits ein kleiner Rüssel vorhanden, welcher noch nicht aus der Kappe des Kragens heraustrat, jedoch bereits sämtliche Organe aufwies; ich untersuchte regenerierte Rüssel von 0,3 mm Durchmesser (der normale Rüssel erreicht einen Durchmesser von 2,5 mm) und fand in ihnen alle Organe vor.



Textfig. 1.

Das Material wurde in verschiedenen Gemischen fixiert — alle ergaben gleich gute Resultate. Meistens benutzte ich jedoch ein Gemisch von Sublimat mit Essigsäure (5%) und das schwache Gemisch von FLEMMING.

Für die Schnittfärbung wandte ich Karmalaun, Hämalaun, Hämatoxylin nach Delafield mit nachfolgender Nachfärbung in Eosin oder Pikrinsäure an.

Zur Frage über die Herkunft der Regeneration. Der primäre Charakter der Regenerationsfähigkeit.

Die Enteropneusta sind in der Hinsicht interessant, daß sie ein demonstratives Beispiel abgeben für die Unzulänglichkeit der Theorie, laut welcher die Regeneration das Resultat einer allmählich ausgearbeiteten Anpassung ist. Diese Ansicht, welche bestrebt ist, die Erscheinungen der Regeneration der Einwirkung der natürlichen Zuchtwahl unterzuordnen, gehört Weismann (02) an.

Entgegengesetzter Ansicht sind Morgan (01), Schultz (05) u. a., welche zu beweisen streben, daß die Regeneration eine primäre Erscheinung ist, daß »die Fähigkeit, verloren gegangene Teile wiederherzustellen eine primäre Eigenschaft der lebendigen Materie ist« (Schultz, 05).

Die Tatsachen, auf die sich die Gegner Weismanns stützen, sind folgende: Die seitliche Regeneration von *Lumbriculus*, die Regeneration der Beine bei Spinnen und andern Arthropoden nach einer Amputation derselben zwischen den Gelenken (Schultz, Przibram u. a.), Regeneration von Eiern und Larvenformen, z. B. *Actinotrocha* (Schultz) und *Pluteus* der Seeigel (Driesch).

Würde die Regenerationsfähigkeit vom Organismus durch Zuchtwahl ausgearbeitet werden, wie Weismann meint, so müßte natürlich das Tier schließlich die Fähigkeit erwerben, nur die Teile zu regenerieren, welche es infolge besonderer Umstände beständig verliert. Derartige Beispiele sind genügend bekannt; Weismann hat noch auf die Tatsache hingewiesen, daß die inneren Organe bei Wirbeltieren, welche normalerweise keine Verletzungen erleiden, nicht regeneriert werden. Gegenwärtig kennen wir jedoch auch Beispiele einer Regeneration vieler innerer Organe von Wirbeltieren, z. B. der Eierstöcke, der Milz usw.

Ein ungemein überzeugendes, den Ansichten Weismanns widersprechendes Beispiel stellen die Enteropneusta dar. Ein jeder Zoologe, welcher an Enteropneusta gearbeitet hat, weiß, wie schwer es ist, vollkommene Exemplare von *Ptychodera* zu erhalten. Bei einer Dragierung werden nur Bruchstücke, und zwar vordere Körperabschnitte derselben, heraufbefördert, der hintere Körperabschnitt ist gewöhnlich abgerissen. *Ptychodera* verliert somit unter normalen Bedingungen fast nur den hinteren Körperabschnitt und fast niemals den vorderen.

Nach den Ansichten von Weismann wäre daher zu erwarten, daß bei den Enteropneusta die Regenerationsfähigkeit für das hintere Ende stark ausgebildet sei, für das vordere Ende dagegen vollkommen fehle. Tatsächlich jedoch ist das Gegenteil der Fall: *Ptychodera* regeneriert ungemein leicht die vorderen Körperabschnitte, wo die Amputation auch vorgenommen sein mag; am hinteren Körperende findet überhaupt keine Regeneration, sondern nur eine Verheilung der Wunde statt.

Wird ein Tier an mehreren Stellen durchschnitten, so regeneriert jedes Stück die fehlenden vorderen Körperteile, im hinteren Teil erfolgt keine Regeneration, sondern es kommen nur allgemeine Prozesse einer primären Regulierung zur Beobachtung.

Dieses Verhalten erscheint um so eigentümlicher, als die Regeneration der hinteren Körperteile a priori leichter erscheint, als diejenige der vorderen Körperabschnitte.

Äußere Erscheinungen bei der Regeneration.

Ich möchte hier das Bild der äußeren Prozesse wiedergeben, welche bei der Regeneration zur Beobachtung gelangen, unter Hinweis auf die vier Grundfälle, wie sie auf dem beigegebenen Schema (Textfig. 1) dargestellt sind.

Im ersten Falle (*a*) ist der Rüssel mit dem Kragen vorhanden — es erfolgt keine Regeneration. Im zweiten Falle (*b*) ist ein Abschnitt vorhanden, welcher aus dem Kiemengebiet und dem Genitalteil besteht, im dritten (*c*) das Rumpfgebiet mit den Lebersäcken und schließlich im vierten Fall (*d*) das Schwanzende. Wie das Schema dartut, erfolgt in keinem Stumpf die Regeneration des Hinterendes. Sämtliche Stümpfe regenerieren im Gegenteil die vorderen Körperteile — den Rüssel und den Kragen, wobei zunächst der Rüssel und darauf erst der Kragen differenziert werden. Es entsteht somit bei der Regeneration das erste Segment vor dem zweiten; dasselbe Verhalten weist auch die Ontogenie auf.

Bei Durchsicht einer Reihe von Zeichnungen, welche die äußeren und inneren Regenerationsprozesse demonstrieren, finden wir stets einen bereits vollkommen ausgebildeten Rüssel zur Zeit der beginnenden Differenzierung des Kragens. Fig. 1, 2, 5, Taf. XIII; Fig. 15, 17, Taf. XIV; Fig. 29, 30, 32, 33, 34, Taf. XVI gibt eine klare Vorstellung von dem Verlauf des Prozesses. Der vordere Teil des Stumpfes von *Ptychodera*, welcher im Niveau der Kiemenspalten amputiert war, hat nur den

Rüssel regeneriert. Von einem Kragen fehlt noch jegliche Spur, während der Rüssel bereits vollkommen differenziert ist. Dasselbe ist auch auf vielen andern Zeichnungen zu erkennen.

Sämtliche weiter oben angeführte Zeichnungen und Schemata sind dermaßen instruktiv, daß eine detaillierte Beschreibung derselben, meiner Ansicht nach, nicht erforderlich ist. Die Veränderungen der äußeren Form des Regenerates sind jedem ohne weiteres verständlich.

Die Organogenese bei der Regeneration von Ptychodera.

Die Regeneration der einzelnen Organe stellt bei den Enteropneusta einen äußerst komplizierten Prozeß dar. Es ist unmöglich, ein bestimmtes Schema der Regeneration eines jeden Organs aufzustellen. Es darf nicht vergessen werden, daß die Bedingungen, unter welchen die Regenerationsprozesse vor sich gehen, in hohem Grade verschiedene sind, infolgedessen auch die Verlaufsrichtung und die Art der Regeneration in demselben Maße verschieden ist.

Die Aufgabe des Forschers besteht in der Aufstellung von Haupttypen der Regeneration eines jeden Organs.

Ich habe hier den Bildungsprozeß eines jeden Organs bei der Regeneration so dargestellt, wie er sich mir auf Grund des Studiums einiger Hunderte von Präparaten, welche ich von *Ptychodera* in den verschiedensten Regenerationsstadien angefertigt hatte, darstellte.

Eine Abweichung in verschiedener Richtung von den weiter unten angegebenen allgemeinen Regenerationsverfahren ist nicht selten: im Detail, in Einzelheiten variiert der Prozeß unbegrenzt. Sämtliche derartige Abweichungen von der Norm haben keine besondere Bedeutung — prinzipiell können die verschiedensten Richtungen auf einige Typen zurückgeführt werden.

Cölom. Ich habe viel Zeit und Mühe darauf verwandt, den Regenerationsmodus des Cöloms unter verschiedenen Bedingungen, d. h. nach verschiedenartiger Amputation möglichst genau zu studieren.

Im Gegensatz zu einigen Würmern (z. B. Polychaeten), bei welchen, nach den Untersuchungen einer Reihe von Forschern, bei der Regeneration das Cölom sich aus Ectodermelementen neu bildet, wird bei *Ptychodera* bei der Regeneration das Cölom nie von neuem angelegt, sondern bildet sich stets durch Auswachsen des Cöloms der vorhandenen Körperteile. Weder das Ectoderm, noch das Entoderm beteiligen sich jemals an dem Regenerationsprozeß der Cölomelemente. Es ist als eine Regel ohne Ausnahme aufzufassen, daß das neue Cölom bei der Regeneration der Enteropneusta stets ein Derivat des alten darstellt.

Zunächst sollen zwei Fälle in Betracht gezogen werden: 1) Regeneration des Cöloms, sowohl des Kragens als des Rüssels; das Tier war in diesem Falle irgendwo im Rumpfteil amputiert, d. h. unterhalb des Kragens, z. B. im Gebiet der Kiemenspalten, der Gonaden usw. 2) Regeneration des Cöloms im neugebildeten Rüssel, wobei die Amputation irgendwo im Niveau des mittleren Abschnitts des Kragens ausgeführt worden ist.

Erster Fall. Bei dem ersten Amputationsmodus enthält der Körperabschnitt, welcher den Rüssel und den Kragen regenerieren muß, bloß Reste des Rumpfcöloms.

Es können hier zwei selbständige Typen der Differenzierung des Cöloms unterschieden werden:

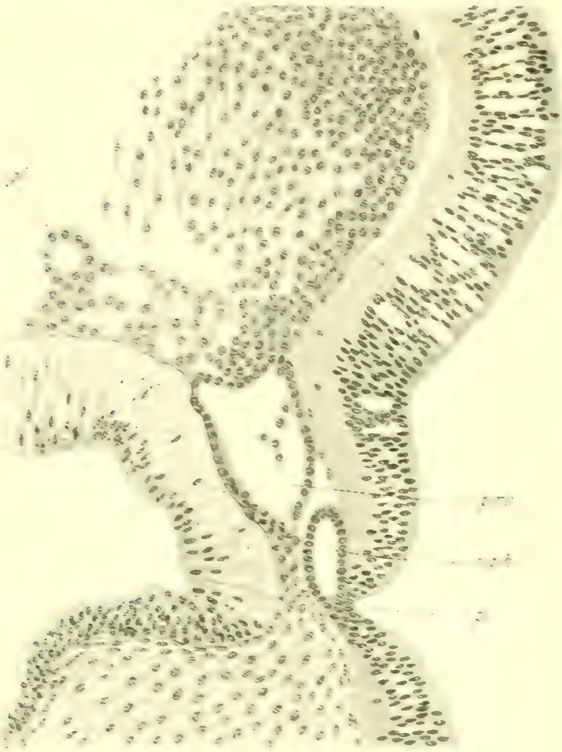
a. Nach der Bildung eines kleinen ectodermalen Hütchens, d. h. der Rüsselanlage, wachsen zwischen dem Ectoderm und Entoderm, rechts und links der Medianlinie, d. h. von der linken und rechten Hälfte der alten Cölomhöhle aus, zwei Cölomabschnitte, in Gestalt von vollkommen gesonderten Gebilden mit eignen Wandungen (Fig. 19, Taf. XV, Fig. 17, Taf. XIV).

b. In den Hohlraum der Knospe zwischen Ectoderm und dem blinden Ende des Darmes wandern Cölenchymelemente des alten Cöloms in Gestalt von ungeordneten Zellmassen.

Beide Prozesse ergeben übrigens dasselbe Resultat: der Hohlraum der Knospe, d. h. der Hohlraum zwischen Ecto- und Entoderm, wird vom Cölenchym angefüllt, welches sich histologisch durchaus nicht vom Cölenchym der alten Körperabschnitte des Tieres unterscheidet. Im Hohlraum des neugebildeten Rüssels wird somit in den frühesten Stadien vollkommen differenziertes Bindegewebe mit Muskelfasern usw. angetroffen.

Bei dem weiteren Verlauf der Regeneration beginnt ein merkwürdiger, rätselhafter Prozeß einer Umdifferenzierung des alten Cölenchyms, welches den jungen Rüssel anfüllt. Die in den Hohlraum der Knospe gelangten Muskel- und Bindegewebsfasern zerfallen und werden von den freien Cölenchymelementen, welche zeitweise die Rolle von Phagocyten übernehmen, aufgezehrt. Diese Zellen schwellen an, wandeln sich in große Kugeln um, in welchen in diesen Stadien Muskelstückchen, eine große Zahl kleiner und großer Körnchen und stark lichtbrechende Vacuolen beobachtet werden, die ich für Verdauungsprodukte der aufgezehrten Zellteile halte. In einigen Stadien der Regeneration der Cölomhöhle des Rüssels stellt dieselbe eine kompakte Masse derartiger ungemein großer Zellen dar (Fig. 21, Taf. XV). Die aufgenommenen

Muskelfragmente verschwinden bald, dieselben sind in dem Plasma der erwähnten Zellen bereits nicht sichtbar. Die Zellen selbst nehmen zu dieser Zeit vollkommen den Charakter embryonaler Zellen an: sie erscheinen jetzt als undifferenzierte runde Körper mit einem Kern und beginnen sich an der Peripherie des Rüsselhohlraumes anzuordnen, wobei sie die innere Oberfläche des Ectoderms in gleichmäßiger Schicht auskleiden. Dieser Prozeß ist auf Fig. 2, Taf. XIII sichtbar. Im Innern des Hohlraumes bleiben noch lange Anhäufungen undifferenzierter Cölenchymelemente erhalten. Hier und da, jedoch sehr selten, sind in den Kernen dieser Zellen caryokinetische Figuren zu erkennen.



Textfig. 2.

Fast sofort nachdem der Prozeß der Rückkehr der Cölenchymelemente, welche in die regenerierte Knospe eingewandert waren, vollendet ist, beginnt der Differenzierungsprozeß dieser neuen Cölomelemente (Textfig. 2). Die runden Zellen nehmen Spindelform an, ihre Fortsätze ziehen sich in die Länge, es entstehen neue Fortsätze. Im

Cölom des neuen Rüssels sind nun zweierlei Elemente vorhanden. Ein Teil derselben sammelt sich an der Peripherie an und bildet eine Auskleidung der Cölomhöhle, der andre verbleibt im Innern der Höhle. Die Fortsätze dieser letzteren Zellen strecken sich in die Länge, wandeln sich in lange Fasern um; die Zellen selbst bilden schließlich die Komplexe der für den Rüssel der Enteropneusta charakteristischen Muskel, welche die Rüsselhöhle vom Gipfel bis zur Basis durchziehen. Auf gewissen Regenerationsstadien hat das neugebildete Rüsselcölom somit die Gestalt einer geschlossenen Blase mit einem vortrefflich ausgebildeten Hohlraum, in welchem isolierte Muskelelemente schwimmen (Fig. 15, 23). Einen gleichen Charakter weist auch das Rüsselcölom bei der Embryonalentwicklung der Enteropneusta auf.

Bei erwachsenen Enteropneusta ist die Cölomhöhle fast immer (eine Ausnahme stellt *Protobalanus koehleri* Mesnil u. Caullery und *Harrimania maculata* Ritter dar) von Bindegewebe erfüllt.

Bei der Regeneration behält das Rüsselcölom (und dasjenige des Kragens) sehr lange seinen embryonalen Charakter. Fast auf allen Stadien ist die Höhle in dem neugebildeten Cölom äußerst deutlich ausgebildet (Textfig. 4 12). Auf einigen Figuren ist sie freilich vollkommen vom Cölenchym angefüllt, man darf jedoch nicht vergessen, daß bei der Regeneration, wie oben beschrieben, das Rüsselcölom in den ersten und letzten Stadien der Evolution vom Cölenchym erfüllt ist, im ersteren Fall handelt es sich jedoch um das alte Cölenchym, welches sich bereits zur Zeit der Embryonalentwicklung des betreffenden Tieres differenziert hat, im zweiten um neues Cölenchym, welches sich durch Umdifferenzierung der Elemente des alten Cölenchyms gebildet hat.

Im gegebenen Falle bildet das alte Cölenchym, welches in die Knospe eingewandert ist, zunächst das Rüsselcölom. Ist dieses bereits differenziert, so bildet die mehr unten gelegene Cölenchymmasse die beiden Cölome des Kragens.

Das Kragencölom wird häufig auf dem Wege einer selbständigen Abschnürung eines entsprechenden Bläschens von jedem Rumpfcölom (Fig. 13—15, Taf. XIV) gebildet. Der gleiche Prozeß geht, wie oben dargelegt, auch bei der Bildung des Rüsselcöloms vor sich. Die beiden Abschnitte des Rumpfcöloms, welche, wie es Fig. 19, Taf. XV zeigt, beiderseits in die Knospe im Beginn deren Bildung einwachsen, stellen im wesentlichen die allgemeine Anlage des künftigen Cöloms des Rüssels und des Kragens dar ($coel_1 + coel_2$). Die distalen Enden dieser Abschnitte ergeben, indem sie sich abschnüren und in ein Gebilde zusammenfließen, das unpaare Rüsselcölom, worauf der nachgebliebene

Teil, welcher nicht in das Rüsselcölom aufgegangen ist, das Material für die Bildung des Kragencöloms abgibt. Jeder Abschnitt ergibt im Resultat die entsprechende Hälfte des Kragencöloms.

Zweiter Fall. Bildung des Rüsselcöloms nach Amputation des Tieres in der Mitte des Kragens. Im ersten beschriebenen Falle konnte das Cölom des regenerierten Rüssels nur aus den Elementen des Rumpfcöloms gebildet werden, da nur ein solches im Stumpf im Gebiete der Regenerationsprozesse vorhanden war.

Es soll nun der Fall einer Regeneration des Rüsselcöloms berücksichtigt werden, wenn in dem der Amputationsstelle benachbarten Gebiet außer dem Kragencölom noch zwei Abschnitte des Rumpfcöloms in Gestalt der Abschnitte der perihämalen Hohlräume vorhanden sind. Die genaue Untersuchung dieses Falles ergab, daß am Bildungsprozeß des neuen Cöloms des regenerierten Rüssels nicht nur die perihämalen Hohlräume, wie ich ursprünglich annahm[1], sondern auch das Kragencölom teilnehmen. Wie in dem ersten Fall, so wird auch hier der Hohlraum der Regenerationsknospe vom Cölenchym angefüllt (Fig. 18, Taf. XV). Dieses Cölenchym wächst in die Knospe sofort nach Schluß der Wunde ein.

Fig. 23, Taf. XV stellt eins der frühesten Stadien der Regeneration des Rüsselcöloms von *Ptychodera* unter den angegebenen Amputationsbedingungen dar. Die neugebildete Knospe ist von dem ins Innere derselben eingewachsenen Cölenchym dicht erfüllt. Beim Vergleich einer Reihe aufeinander folgender Schnitte derselben Serie erweist es sich, daß dieses Cölenchym in Gestalt zweier gesonderter Komplexe einwächst. Auf Fig. 23, Taf. XV ist ersichtlich, daß in den künftigen Rüssel ein Teil des perihämalen Kanals (*ph*) einwächst. Das Studium einer Reihe von aufeinander folgenden Schnitten derselben Serie ergibt, daß auch das Cölenchym des Kragencöloms an dem Prozeß der Anfüllung der Rüsselhöhle beteiligt ist (Fig. 24, Taf. XV). Beide Cölenchymanlagen verschmelzen darauf in der Rüsselhöhle zu einer Masse, in welcher Bindegewebsfasern, Muskelstücke aus den alten perihämalen Hohlräumen in verschiedenen Stadien der Zerstörung, eine Menge freier Zellen, sowie die eigenartigen Gebilde, welche Mesnil und Caullery den Haplosporidien zuzählen.

Die weitere Differenzierung des Cöloms des regenerierten Rüssels erfolgt auf demselben Wege wie in dem vorigen Falle. Es geht ein Prozeß einer Umdifferenzierung der Elemente des alten Cölenchyms, welches den Hohlraum der Regenerationsknospe erfüllt, vor sich. Die umdifferenzierten Zellen, welche einen embryonalen Charakter angenommen haben, ordnen sich an der Peripherie des gebildeten Bläschens an. Im Cölom entsteht ein deutlicher Hohlraum, in welchem freie spindelförmige Zellen schwimmen. Kurz, das Rüsselcölom nimmt einen embryonalen Charakter an (Fig. 6, 7, 8, Taf. XIII; Fig. 12, Taf. XIV).

---

[1] C. Dawydoff, Zool. Anzeiger Bd. XXV, S. 553.

Es wäre noch zu bemerken, daß bisweilen noch vor dem Einwachsen der Regenerationsknospe des Cölenchyms die Elemente desselben bereits beginnen, sich umzudifferenzieren. Einige Zeit nach der Amputation, während des Prozesses der Wundheilung, ist an den distalen Enden der perihämalen Kanäle, d. h. im Gebiet der Wunde, ein Verjüngungsprozeß der Zellen zu erkennen, welcher darin besteht, daß im Gebiet der Amputation Elemente sich anhäufen, die einen embryonalen Charakter aufweisen. Während in den weiter unten gelegenen Teilen der perihämalen Kanäle die letzteren aus einer großen Zahl von Muskelelementen bestehen, häufen sich an den distalen Enden derselben rundliche Zellen mit großen Kernen an, in denen das Chromatinnetz gut ausgebildet ist. Diese Zellen weisen deutliche Konturen auf; die Schicht derselben ist scharf begrenzt von den weiter unten gelegenen Elementen.

Bisweilen vermischt sich das Cölenchym der perihämalen Hohlräume, welches zusammen mit den Cölenchymelementen des Kragencöloms in die Rüsselanlage eingewachsen ist, nicht vollkommen mit dem Kragencölenchym, sondern differenziert sich selbständig. Das distale Ende des einwachsenden Komplexes cölenchymatöser Elemente der perihämalen Hohlräume zieht sich längs der entodermalen Wand hin, d. h. biegt um das distale Ende der Notochorda herum, wächst in den Raum, der sich zwischen der Wand der Notochorda und dem Ectoderm gebildet hat, vor und gibt hier der Skeletplatte den Ursprung. Dieser Prozeß ist aus Fig. 23 u. 24, Taf. XV ersichtlich. Diese Figuren stellen zwei nahe beieinander gelegene Schnitte durch den vorderen Teil einer in Regeneration begriffenen *Ptychodera* vor. Auf diesen Schnitten ist die Teilnahme des Cölenchyms an der Bildung des Rüsselskelettes deutlich zu erkennen; es ist hierbei jedoch unmöglich die Frage von der ausschließlichen Teilnahme des Cölenchyms der perihämalen Hohlräume an diesem Prozesse zu entscheiden. Diese Frage wird durch das auf Fig. 12, Taf. XIV dargestellte Präparat vollkommen klargestellt. In dem gegebenen Falle, d. h. bei einer Amputation im Gebiete des Kragens, läuft der Regenerationsmodus des abgeschnittenen Abschnittes des Kragencöloms natürlich auf ein einfaches Auswachsen des Cölenchyms des nachgebliebenen Kragenteiles mit der peritonealen Auskleidung in die entsprechende ectodermale Anlage hinaus (Fig. 6, 7, Taf. XIII).

Basalmembran. Es erübrigt noch, mit einigen Worten auf die Basalmembran oder Grenzmembran, welche stets die Cölomgebilde der Enteropneusta begleitet, einzugehen. Bei erwachsenen Formen stellt dieselbe ein strukturloses Gebilde dar, welches nach SPENGEL (93, S. 450—452) sich teilweise auf Kosten der Epidermis, teilweise auf Kosten der Muskelschicht bildet. Bei der Regeneration wird sie in den frühesten Stadien beobachtet, wobei sie äußerst scharf hervortritt. Ich möchte hier die Aufmerksamkeit darauf richten, daß diese Basalmembran hier kein strukturloses Gebilde darstellt, denn in ihr sind deutlich Kerne zu erkennen. Fig. 16, Taf. XIV; Textfig. 5; *2a*; *2b* beweisen in überzeugender Weise die zellige Struktur der Basalmembran. Für mich ist es zweifellos, daß die Basalmembran nichts mit den äußeren Hautdecken gemein hat. Bei der Regeneration wächst sie entweder aus den Resten der alten Basalmembran aus, oder aber sie entsteht aus besonderen Mesodermzellen, die augenscheinlich mit dem Cölenchym nicht in Zusammenhang stehen. Ich sehe diese Membran als eine besondere Form des Mesenchyms an, die der sog. Mesenchymmembran der *Echiurus*-Larven (SALENSKY, 76 und 05, S. 64—67) homolog ist. Es sei hier bemerkt, daß sogar bei vollkommen normalen Tieren (*Ptychodera minuta*) in gewissen Fällen die zellige Struktur der Basalmembran beobachtet wird; dieselbe erscheint hier als eine dünne, das Rüsselcölom auskleidende Membran, welche aus Plattenepithel mit seltenen Kernen besteht.

Das Rüsselskelet. Die Skeletplatte, welche den Rüssel stützt, stellt morphologisch nach der Ansicht einer Reihe von Autoren (SPENGEL, SCHIMKEWITSCH, CAULLERY und MESNIL u. a.) nur eine lokale Verdickung der Basalmembran dar.

Bei der Bildung des Rüsselskelettes während der Regeneration ist dasselbe stets eng verbunden: 1) mit der Basalmembran und 2) mit dem Cölenchym.

Der Zusammenhang der Basalmembran mit dem Rüsselskelet im Anfange seiner Differenzierung ist auf der Fig. 16, Taf. XIV deutlich sichtbar; dieselbe stellt einen Teil eines Sagittalschnittes durch den Rüssel im Beginn der Anlage der Skeletplatte dar. — In diesem Stadium erscheint somit das Skelet als eine Falte der Basalmembran (mit deutlich zelliger Struktur). An der erwähnten Stelle weist die Membran eine beginnende Difformität auf. Um deren Kerne wird eine specifische, in Hämatoxylin stark färbbare, chitinartige, strukturlose Substanz, welche deutlich im unteren Teil des Schnittes sichtbar ist, abgeschieden.

Auf dieser Figur ist noch ein andrer, mit der Skeletbildung in Zusammenhang stehender Prozeß sichtbar, und zwar die Einwanderung cölenchymatöser Zellen in die Falte der Basalmembran. Diese Zellen nehmen desgleichen teil an der Bildung des Skelettes (Fig. 28, Taf. XVI). Die Beteiligung des Cölenchyms an der Bildung des Rüsselskelettes tritt besonders deutlich auf den Fig. 6, 7, Taf. XIII; Fig. 12, Taf. XIV hervor. Auf Fig. 12 ist z. B. deutlich der Wanderungsprozeß des Cölenchyms aus dem Hohlraum des perihämalen Kanals in den Spalt zwischen Notochorda und Rüsselectoderm zwecks Bildung des Skelettes sichtbar. An der Bildung der Skeletplatte des Rüssels nimmt somit sowohl die Basalmembran als auch das Cölenchym teil. Bisweilen ist die Basalmembran nicht sichtbar, und das Skelet entsteht ausschließlich durch Verknorpelung der Cölenchymzellen (Fig. 33, Taf. XVI). Jedenfalls stellt das Rüsselskelet im Beginn seiner Bildung stets eine zellige Masse dar; dasselbe ist kein Ausscheidungs- oder, wie häufig angegeben wird, Ausschwitzungsprodukt des Ectoderms oder der Notochorda. Mit der Notochorda, sowie mit dem Ectoderm ist das Skelet auf keinem Entwicklungsstadium verbunden. Für mich ist es unzweifelhaft, daß die Zellelemente, welche z. B. von SPENGEL (93) und MARION (86) im Rüsselskelet von *Gl. talaboti* und nicht selten auch bei *Ptychodera minuta* Kow. beobachtet werden, Reste cölenchymatöser Zellen darstellen.

Die von vielen Autoren ausgesprochene Ansicht von der ectodermalen Natur dieser Elemente, eine Ansicht, welche sogar in Lehrbücher aufgenommen worden ist (DELAGE und HÉROUARD)[1], muß somit aufgegeben werden.

Perihämale Hohlräume. Meine Beobachtungen über die Regeneration der perihämalen Hohlräume sprechen in überzeugendster Weise für die Bildung derselben durch Einwachsen in den Kragen zweier Abschnitte des Rumpfcöloms. Letztere haben das Aussehen zweier blinder Säcke und entbehren anfangs in ihren Hohlräumen fast jeglicher Zellelemente, wie es ausgezeichnet die Querschnitte auf Fig. 9, 10, Taf. XIV wiedergeben.

In den Textfig. 14 und Fig. 14, Taf. XIV, welche Sagittalschnitte durch den vorderen Teil einer in Regeneration begriffenen *Ptychodera minuta* darstellen, ist der Bildungsprozeß der perihämalen Kanäle klar sichtbar. Auf diesen Schnitten ist zu erkennen, daß in den Kragen, unter Vorstülpung von dessen Cölomwand, auf der dorsalen Seite ein blinder Sack einwächst — ein Auswuchs des Rumpfcöloms. Der Hohlraum dieses Sackes, welcher einen im Schnitt getroffenen perihämalen Kanal darstellt, ist deutlich ausgebildet.

---

[1] Die beschriebenen Zellen halten die Autoren für »les cellules qui détachées des couches épidermiques limitrophes ont été englobées à l'intérieur de la substance ankyste du squelette«.

Fig. 26, Taf. XVI und Textfig. 16 stellen beide Perihämalkanäle des in Regeneration begriffenen Kragens auf einer späteren Entwicklungsstufe dar. Zwischen ihnen ist das dorsale Blutgefäß sichtbar, während in dem Hohlraum der Perihämalkanäle eine Zellmasse gelegen ist. Auf diesem Stadium beginnt bereits in diesen Organen eine Differenzierung von Muskelfasern.

Ich will hier noch auf eine Tatsache hinweisen. In einer Schnittserie gelang es mir, eine vollkommen andersartige Entstehungsweise der Perihämalräume zu beobachten, und zwar durch Abschnürung eines jeden Sackes von der entsprechenden Hälfte des Kragencöloms auf dessen dorsaler Seite. Diese Beobachtung steht vollkommen vereinzelt da, und ich möchte auf derselben nicht bestehen, da die Deutung des Präparates leicht eine irrtümliche sein kann. Ich möchte jedoch die Aufmerksamkeit der späteren Nachuntersucher auf diese Tatsache lenken, da einen analogen Fall Bateson, der die embryonale Entwicklung von ***Balanoglossus Kowalewskii*** Ag. studierte, beschrieben hat.

Glomerulus. Dieses Organ wird bei der Regeneration des Rüssels in frühen Stadien gebildet; es entsteht fast gleichzeitig mit dem Pericardium.

Der Beginn der Bildung des Glomerulus wird dadurch charakterisiert, daß in dem Abschnitt des Peritoneums, welches von oben und von den Seiten die Notochorda bedeckt (d. h. somit im Gebiet des visceralen Blattes der Cölomblase), eine Reihe von Falten entstehen. Zwischen diesen Falten und der Wand der Notochorda und des Pericardiums circuliert Blutflüssigkeit (Fig. 13, 14, Taf. XIV). Dieser Umstand erweckte in mir die natürliche Annahme, daß gerade der Druck des Blutes auf die Peritonealhülle den Prozeß einer Bildung der erwähnten Falten und Ausstülpungen bewirkt. Es ist nicht zu leugnen, daß der Druck des Blutstromes eine gewisse Rolle bei diesem Prozesse spielt, es ist jedoch zweifellos, daß diese Einwirkung nicht die erste Stelle einnimmt. Gewisse Befunde weisen in überzeugendster Weise darauf hin, daß die Bildung von blinden Ausstülpungen und Falten in der Peritonealwand ohne Einwirkung der erwähnten mechanischen Reize erfolgt.

Zunächst muß hervorgehoben werden, daß nicht selten die Bildung des Glomerulus ihren Anfang nimmt und beinahe ihr Ende erreicht lange vor der Zeit, wenn in dem regenerierten Rüssel eine gesonderte Herzlacune in die Erscheinung tritt. In diesen Stadien circuliert das Blut im Rüssel überall zwischen den Organen; die Falten des zukünftigen Glomerulus erscheinen jedoch genau an der Stelle, wo sie vorhanden sein müssen. Dieser Bildungsprozeß kann natürlich durch keine Druckwirkung erklärt werden.

Parallel mit der Bildung blinder Ausstülpungen des Peritoneums geht auch ihre histologische Differenzierung vor sich, infolge deren das Cölomepithel im Gebiete des Glomerulus einen durchaus andern Charakter aufweist als in den benachbarten Peritoneumabschnitten.

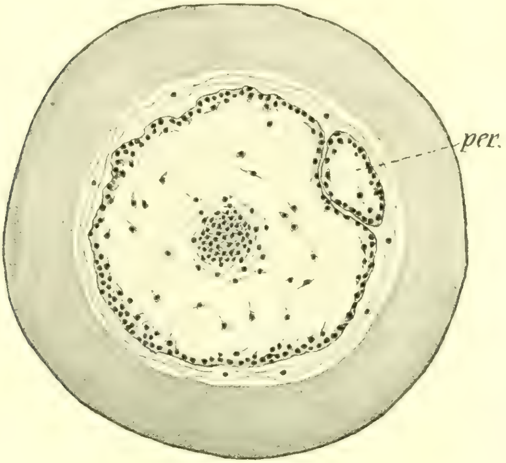
Den Unterschied im histologischen Bau des Epithels, welches den Glomerulus bildet, und dem Peritoneum in den undifferenzierten Cölomabschnitten zeigt deutlich Textfig. 6. Im Gebiete der Glomerulusfalten finden wir große kubische Zellen von deutlich drüsigem Charakter, nebenbei Plattenepithel.

Häufig ist das Peritoneum an der entsprechenden Stelle noch vor der Bildung des Glomerulus in der angegebenen Richtung differenziert. Es kommen Fälle vor, daß der Glomerulus in einer vollkommen andern Weise gebildet wird, und zwar nicht durch Faltenbildung in der Wand des Peritonealepithels, welches von oben und seitwärts das Cardiopericard und die Notochorda bedeckt, sondern durch eine eigenartige Anordnung der ursprünglich isolierten Cölenchymelemente. Es kommen Fälle vor von Auftreten des Glomerulus zu einer Zeit, wenn das Cölomepithel noch keine eigentliche Peritonealwand besitzt. Das ganze Cölom ist von embryonalen Mesodermzellen erfüllt (Cölenchym) — ein Teil dieser Zellen zieht sich spindelförmig in die Länge und bildet Muskeln, ein andrer, der dem Entoderm anliegt (Gebiet der Notochorda), ordnet sich in Reihen an und bildet den Glomerulus. Dieser Prozeß kann auf späteren Entwicklungsstadien noch auf den Fig. 15, Taf. XIV; Textfig. 2 (*gl*) erkannt werden.

Zum Schluß seien noch die nicht seltenen Fälle einer übermäßigen Entwicklung dieses Organs erwähnt, in denen der Glomerulus fast die Hälfte des Rüsselhohlraumes einnimmt. Textfig. 17 illustriert einen derartigen Fall einer Hypertrophie des Glomerulus. Ich erkläre mir diese Fälle durch einen übermäßigen Druck des Blutes auf die Peritonealmembran im Gebiet des Glomerulus. Auf den erwähnten Präparaten fällt in der Tat die Ausdehnung der Glomeruluswand auf.

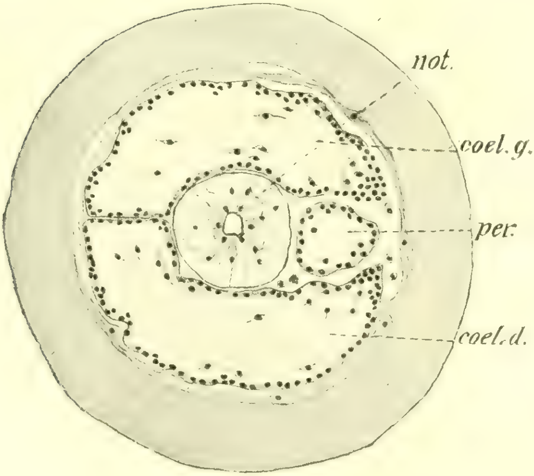
Cardiopericard. Der Prozeß der Differenzierung des Cardiopericards ist bereits früher von mir ausführlich beschrieben worden (Dawydoff, 07, a). Indem ich den Leser auf die zitierte Mitteilung verweise, möchte ich hier nur einige Tatsachen beschreiben, welche in dieselbe nicht aufgenommen worden sind.

Der typische Regenerationsmodus des Cardiopericards besteht darin, daß auf der dorsalen Seite des Rüsselcöloms (Fig. 25, Taf. XV) sich von seiner Wand ein kleines Bläschen abschnürt durch Evagination des Peritoneums (oder besser durch Bildung einer sackförmigen Falte). Der Verlauf dieses Prozesses ist ausführlich in der angeführten Mitteilung beschrieben, die betreffenden Zeichnungen sind hier nochmals wiedergegeben (Textfigur 2 *a* und 2 *b*).



Textfig. 2 *a*.

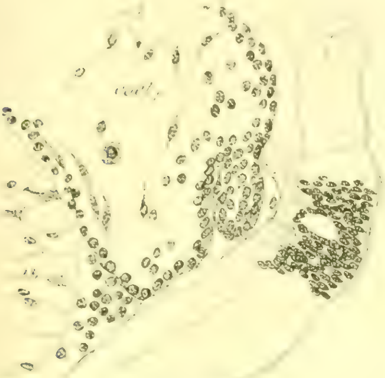
Der Bildungsprozeß der ersten Anlage des Cardiopericards geht nicht immer in der Weise vor sich, wie er in meiner zitierten Mitteilung beschrieben ist. Bisweilen wird er dahin abgeändert, daß das cardiopericardiale Bläschen nicht durch eine Evagination der Cölomwand, sondern durch eine Proliferation ihrer Zellen in einem bestimmten Gebiet der dorsalen Oberfläche der Wand der Cölomhöhle entsteht. In diesem Falle ist die Anlage des Pericardialbläschens zunächst ein kompaktes Gebilde, welches das Aussehen eines Zellhaufens hat, in dem später ein Hohlraum auftritt (Textfig. 3).



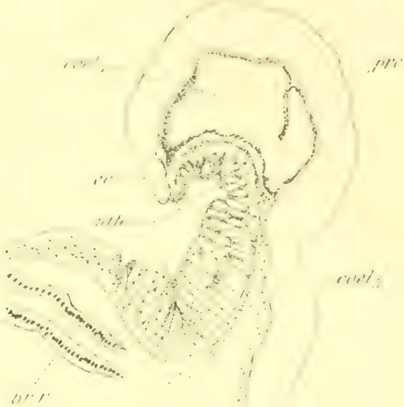
Textfig. 2 *b*.

Der letzte Bildungsmodus der Cardiopericardialanlage ist natürlich nur eine Modifikation der ersteren — ein prinzipieller Unterschied ist zwischen beiden nicht vorhanden.

Es ist noch zu vermerken, daß bisweilen das Peritoneum an der Bildung des Pericards aus dem Rüsselcölom keinen Anteil nimmt. In diesen Fällen entsteht dieses Organ durch Absonderung eines Cölenchym-

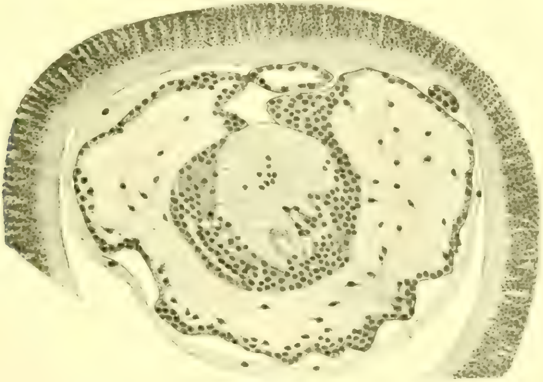


Textfig. 3.



Textfig. 4.

abschnittes auf der dorsalen Seite des Rüssels. Die Cölomwand platzt gleichsam an der betreffenden Stelle; ihre Ränder biegen sich nach innen um, während die in den hierdurch gebildeten Raum einwandernde Cölenchymmasse sich in Gestalt eines kompakten Haufens — der



Textfig. 5.

Anlage des Cardiopericards — absondert. Nur auf diese Weise können die Präparate gedeutet werden, von denen eines in der Fig. 11, Taf. XIV abgebildet ist.

Interessanter ist der auf Textfig. 4 abgebildete Fall: Hier wird bei der Bildung der Cardiopericardialblase das Rüsselcölom fast in zwei

Hälften, eine ventrale und eine dorsale, geteilt. Letztere stellt, wie ich es in einer Reihe analoger Fälle habe feststellen können, in der Tat die Pericardialanlage dar.

Nicht selten verspätet sich die Bildung der Cardiopericardialblase, wobei dieser Prozeß erst dann beginnt, wenn die erwähnten dorsolateralen Cölomdivertikel bereits differenziert sind. In diesem Falle schnürt sich die erwähnte Blase von der Wand des rechten Divertikels, von der nach links gekehrten Seite desselben ab. Textfig. 5 illustriert diesen Prozeß äußerst klar — auf derselben ist eines der Stadien der Differenzierung des Cardiopericardialsäckchens sichtbar, welches noch im Zusammenhang mit dem rechten Divertikel des Cölomsackes des Rüssels steht. Auch in diesem Falle legt sich das cardiopericardiale Säckchen, nach seiner Abschnürung von dem Divertikel, an die gewöhnliche Stelle im Blastocöl zwischen den beiden Cölomsäcken und der Notochorda.

Es sei hier noch auf eine Modifikation dieses Prozesses, welche bisweilen bei der Regeneration beobachtet wird, hingewiesen: das gewöhnlich geschlossene, vom Cölom abgesonderte Cardiopericardialbläschen kann bisweilen in anormalen Fällen sehr lange Zeit in Verbindung mit der Cölomhöhle bleiben. In Ausnahmefällen kommuniziert das Pericardium mit einem Divertikel der Cölomhöhle sogar in den spätesten Stadien der Differenzierung des Rüssels.

Bereits in den ersten Entwicklungsstadien der Cardiopericardialblase können in ihr freischwimmende Zellen mesenchymatösen Charakters, Cölenchymzellen, beobachtet werden, welche in das Bläschen während dessen Abschnürung vom Cölom gelangt sind. Im Verlauf der weiteren Differenzierung des Organs sondern sich stets von seiner Wand Zellen ab, die in den Hohlraum gelangen. Bisweilen verläuft der Absonderungsprozeß von Cölenchymzellen von der Bläschenwand dermaßen intensiv, daß in den späteren Stadien der Cardiopericardialbildung dessen Hohlraum vollkommen oder wenigstens in hohem Grade vom Cölenchym erfüllt wird, welches eine Art von Bindegewebe bildet.

Die Anfüllung des Hohlraumes des Pericardialbläschens mit cölenchymatösem Gewebe erfolgt auch unter normalen Bedingungen: häufig ist die Pericardialhöhle des Rüssels der Enteropneusta in gleichem Maße von Cölenchym angefüllt wie die Cölomhöhle selber.

In dem kurzen Zeitraum, während welchem der Hohlraum des Rüsselcöloms in Verbindung mit dem Hohlraum des sich von ihm abschnürenden Cardiopericardialbläschens bleibt, gelangen in dieselbe die in den Cölomhohlräumen von *Ptychodera* frei schwimmenden rätselhaften Zellgebilde, welche Kowalewsky (66) als Drüsen, Spengel sowie Caullery und Mesnil[1] als Parasiten bezeichnet haben.

Außer dem typischen Regenerationsmodus des Cardiopericards durch Abschnürung von der Wand des Rüsselcöloms gibt es noch einen andern Modus einer Regeneration dieses Organs, und zwar eine Abschnürung desselben vom distalen Ende zweier miteinander verschmolzener Perihämalräume; nur diese Deutung kann ich Präparaten geben, von denen eines auf Fig. 8, Taf. XIII; Fig. 11, Taf. XIV abgebildet ist. Aus dieser ist ersichtlich, daß das distale Ende des perihämalen Kanals (beide sind sie oben mit ihren Enden in eine Zellmasse verschmolzen) an der Grenze mit dem Rüsselcölom das Pericardialbläschen bildet, welches als unmittelbare Fortsetzung des perihämalen Hohlraumes dient. Derartige Fälle habe ich mehrfach auch an *Ptychodera* aus Neuguinea beobachtet.

Die Bildung des Pericards, unabhängig vom Rüsselcölom, habe ich überhaupt selten beobachtet und verhielt mich anfangs zu solchen Fällen skeptisch; in einigen Fällen sind die beobachteten Fälle dermaßen klar, daß kein Zweifel darüber aufkommen kann, daß das Pericard bisweilen als ein selbständiges Cölom unter dem Rüsselcölom angelegt wird. Auf der Textfig. 2 ist deutlich die gesonderte Anlage des Rüssel-Kragencöloms und des Pericards sichtbar. Die allgemeine Cölenchymmasse, welche aus dem Rumpfe auswandert, zerfällt in drei Abschnitte — Rüsselcölom, Pericardialbläschen und unten das Cölom des zukünftigen, noch nicht differenzierten Kragens.

Eine Zeitlang war ich sogar geneigt, anzunehmen, daß das Pericard morphologisch den Rest eines getrennten Somiten, welcher zwischen dem Kragen und Rüsselmetamer gelegen war, darstellt (Textfig. 11, 12; Fig. 8, Taf. XIII). Eine analoge Idee hatte auch Harmer (05), welcher den Bildungsprozeß des Pericards bei der Knospung von *Cephalodiscus* untersucht hat und folgendermaßen schreibt: »Some of the later stages might suggest that the pericardium represents an independent somit« (S. 97).

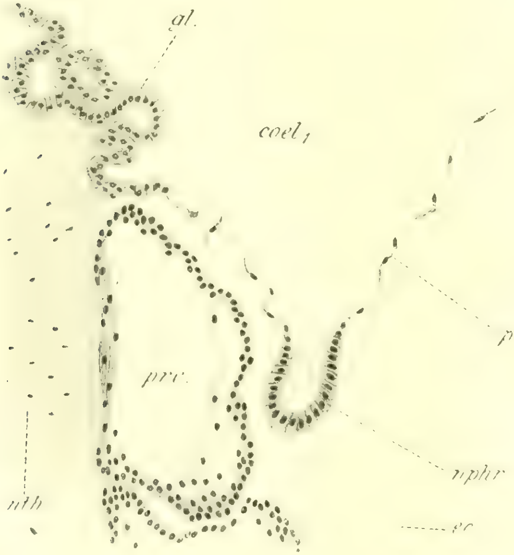
Das Nephridium des Rüssels. Die Regeneration des Rüsselnephridiums (der sog. Eichelpforte) verläuft auf verschiedenen Wegen, wobei jedoch das Endresultat das gleiche ist: das linke dorsolaterale Divertikel des Rüsselcöloms öffnet sich nach außen vermittels eines speziellen Ectodermkanals.

Im einfachsten allergewöhnlichsten Falle verläuft der Prozeß genau nach diesem Schema: in der Richtung zum distalen blinden Ende des erwähnten Cölomdivertikels wird auf der dorsalen Rüsselseite ein Ectodermabschnitt eingestülpt (Textfig. 22). Es ist zu vermerken, daß in dem gegebenen Falle keine besondere Differenzierung im Peritoneum desjenigen Abschnittes des dorsolateralen Divertikels, in welches sich der erwähnte ectodermale Kanal eröffnen wird, beobachtet wird. Das Epithel des letzteren ist fast durchweg einschichtig. Auf gut fixierten Präparaten können im Kanal deutlich Flimmer unterschieden werden. — Bei diesem Bildungsmodus des Nephridiums legt sich somit nur der ectodermale Kanal neu an — das Rüsselcölom spielt bei diesem Prozesse nur eine passive Rolle.

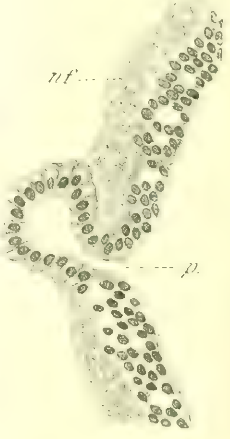
---

[1] Nach der Ansicht von Caullery und Mesnil stellen diese Zellgebilde Parasiten, die den Haplosporidiae angehören, dar.

Ich gehe nun zur Beschreibung eines zweiten Regenerationsmodus des Nephridiums über, welcher bedeutend seltener als der oben beschriebene beobachtet wird. Das Nephridium entsteht hier aus zwei deutlich differenzierten Anlagen. Sein innerer Cölomabschnitt hat das Aussehen eines echten Wimpertrichters, welcher infolge einer besonderen Differenzierung des entsprechenden Peritoneumabschnittes des linken Cölomdivertikels entstanden ist (Textfig. 6; Fig. 33, Taf. XVI).



Textfig. 6.



Textfig. 7.

Der Porus, vermittels dessen dieser Trichter nach außen mündet, stellt einen in den Rüssel eingestülpten Ectodermabschnitt dar (Textfig. 7; Fig. 2, Taf. XIII; Fig. 21, 22, Taf. XV). — Die Einzelheiten des

Prozesses sind von mir bereits ausführlich in einer meiner früheren Mitteilungen, welche speziell der Frage über die Differenzierung des Rüsselnephridiums bei der Regeneration der Enteropneusta gewidmet war, beschrieben worden (Dawydoff 07, b). Indem ich auf diese Mitteilung verweise, will ich hier nur diejenigen Prozesse berühren, welche bei der weiteren Differenzierung der erwähnten mesodermalen und ectodermalen Anlage vor sich gehen. In der zitierten Mitteilung war der Differenzierungsprozeß des Nephridialtrichters einerseits und der ectodermalen Einstülpung — der Anlage der Eichelpforte — anderseits verfolgt worden. Beide Anlagen sind zunächst voneinander recht weit entfernt.

In der weiteren Entwicklung des Nephridiums werden zwei Fälle beobachtet:

1) Die ectodermale Einstülpung vergrößert sich fast nicht, während der Mesodermtrichter im Gegenteil stark auswächst und an seinem distalen, blinden Ende das Aussehen einer langen Röhre oder eines Kanals annimmt. Beide Gebilde berühren sich schließlich mit ihren blinden Enden und verwachsen. Es wird eine Kommunikation der Cölomhöhle des Rüssels und der Außenwelt hergestellt. Bei diesem Differenzierungsmodus des Nephridiums ist somit fast der ganze Kanal desselben, welcher von cylindrischem Flimmerepithel ausgekleidet ist, von mesodermaler Herkunft. Er stellt einen modifizierten Abschnitt des Peritoneums dar. Nur ein äußerst unbedeutender Teil des Nephridiums — nämlich der Porus selber oder höchstens das Ende des Ausführungsganges — entsteht aus dem Ectoderm.

Dieser ectodermale Teil kann jedoch auch vollkommen fehlen; das Nephridium ist in diesem Falle vollkommen mesodermaler Herkunft. Fig. 20, Taf. XV stellen einen derartigen Fall dar. In dem beschriebenen Falle sondert sich das Cölom in Form eines Sackes ab, welcher sich direkt nach außen, ohne Vermittlung eines ectodermalen Ausführungsganges, öffnet.

2) Der Mesodermtrichter bleibt seiner Größe nach unverändert. Der ectodermale Kanal im Gegenteil wächst stark aus, nimmt die Form eines Sackes an, in welchen sich der Peritonealtrichter eröffnet. Letzterer büßt alsbald seine Sonderstellung gegenüber den übrigen Peritoneumabschnitten ein, infolgedessen schließlich eine typische Eichelpforte resultiert.

Ich werde noch Gelegenheit haben bei Besprechung der Fälle einer atavistischen Regeneration dieses Organs auf die Frage der Regeneration des Rüsselnephridiums zurückzukehren.

Kragennephridium. Meine Beobachtungen hinsichtlich dieser Organe sind nicht vollständig. Gewöhnlich wird angenommen, daß diese Organe in ihrer Entwicklung mit dem Bildungsprozeß der Kiemenspalten verbunden sind. Nach meinen Beobachtungen entwickeln sie sich folgendermaßen: Bevor der erste entodermale Kiemensack sich nach außen eröffnet, stülpt sich der gegenüberliegende Ectodermabschnitt in den Kragen ein, jedoch nicht senkrecht zur Längsachse des Tieres, sondern schräg nach oben, in einem Winkel zur ersten Kiemenspalte. Letztere eröffnet sich somit in den unteren Teil dieser Ectodermeinstülpung, während das distale, blinde Ende des ectodermalen Säckchens sich in das Kragencölom öffnet, indem es das Kragennephridium bildet.

Es kann somit nicht behauptet werden, daß das Nephridium sich in die erste Kiemenspalte eröffnet, ebenso wie nicht behauptet werden kann, daß das erste Kiemensäckchen sich in das Nephridium eröffnet. Beide münden eher in ein gemeinsames, ectodermales Atrium. Bisweilen entsteht dieses Atrium gar nicht in den frühen Stadien, und beide Organe, sowohl das Nephridium als der Kiemensack, münden selbständig nach außen, jedoch in unmittelbarer Nähe beieinander. In diesen Fällen ist das Verhalten folgendes: Der Kiemensack mündet nach außen ohne Vermittlung eines Ectodermkanals. In unmittelbarer Nähe der Kiemenöffnung (über derselben) stülpt sich das Ectoderm in den Kragen ein und öffnet sich in dessen Cölom.

Beide Organe — das Kragennephridium und der erste Kiemensack — sind somit selbständige Gebilde. Eine Verbindung derselben stellt sich später ein und ist eine sekundäre Erscheinung.

Darmkanal. Vom histologischen Gesichtspunkt kann der Darm der Enteropneusta in zwei voneinander abgegrenzte Teile unterschieden werden.

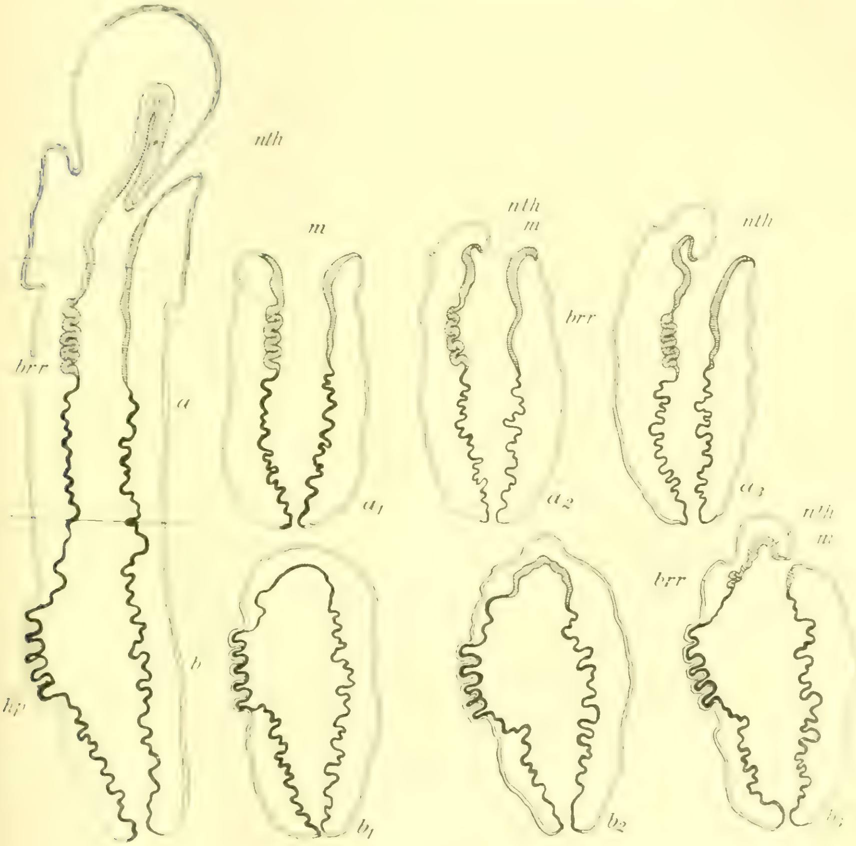
1) Der vordere Teil des Darmes vom Munde bis zum Kiemengebiet. Das Epithel dieses Abschnittes besteht aus hohen Zellen, welche zahlreiche Vacuolen enthalten und arm an Protoplasma sind, und aus Drüsen. Ein derartiges Epithel ist auf Fig. 18, Taf. XV; Fig. 28 (*en*), 26, Taf. XVI; Textfig. 4, 12, 19 abgebildet.

2) Der hintere Darmteil vom Kiemengebiet bis zur Analöffnung. Hier ist das Epithel dünn und besteht aus protoplasmatischen Zellen ohne Vacuolen. Der Charakter dieses Epithels ist aus Fig. 15, Taf. XIV (*en*); Fig. 19, Taf. XV deutlich zu erkennen.

Es sollen hier einzeln die Regeneration im Gebiete des vorderen und des hinteren Darmabschnittes besprochen werden.

Als Beispiel führe ich zwei Fälle an, in dem ersten ist die Amputation im vorderen Darmabschnitt (Textfig. 8, *a*), in dem zweiten irgendwo im hinteren Körperteil des Tieres, wie im Gebiet der Gonaden, d. h. dort, wo der hintere Darmabschnitt vorhanden ist (Textfig. 8, *b*) ausgeführt worden.

Wie aus dem angeführten Schema ersichtlich ist, wird im ersten Falle (a_1—a_3) im Verlaufe des ganzen Regenerationsprozesses gewöhnlich kein Verschluß der abgeschnittenen Ränder des Darmrohres beobachtet; der Darm bleibt offen.



Textfig. 8.

Die Wundverheilung sowie die ersten Regenerationsprozesse bestehen darin, daß das Ectoderm an der Wundperipherie mit dem Entoderm verwächst (Textfig. 8, *a*). Die Öffnung, vermittels derer der Darm mit der Außenwelt kommuniziert, bildet den Mund (*m*). In diesem

Falle ist der ganze Vorderdarm des regenerierten Tieres mit der Mundöffnung entodermaler Herkunft. Bisweilen jedoch schieben sich sekundär die ectodermalen Hautdecken in den Darm ein und bilden, indem sie das entodermale Epithel abdrängen, eine kleine ectodermale Vertiefung im vorderen Darmabschnitt. Dieser Fall ist jedoch selten. Es kann somit als Regel gelten, daß das Ectoderm bei der Regeneration der Enteropneusta keinen Anteil nimmt an der Bildung des vorderen Darmabschnittes.

Im zweiten der angeführten Fälle (b_1—b_3) verläuft der Prozeß in andrer Weise, das Resultat ist jedoch dasselbe. Nach der irgendwo im Gebiete der Gonaden oder im Schwanzabschnitt ausgeführten Amputation verlaufen die Wundverheilung und zugleich auch die ersten Regenerationsprozesse in der Weise, daß die Ectodermränder über der Wunde in Form einer Kappe verwachsen, unter derselben verwachsen auch auf dem ganzen Umfange die durchschnittenen Entodermränder (Textfig. 8, b_1). Das ganze Entoderm des Tieres ist jetzt nach dem zweiten der von mir angenommenen Typen aufgebaut. Der ganze Darm ist von niedrigem Epithel ausgekleidet, dessen Zellen protoplasmareich, ohne Vacuolen und Drüsen sind.

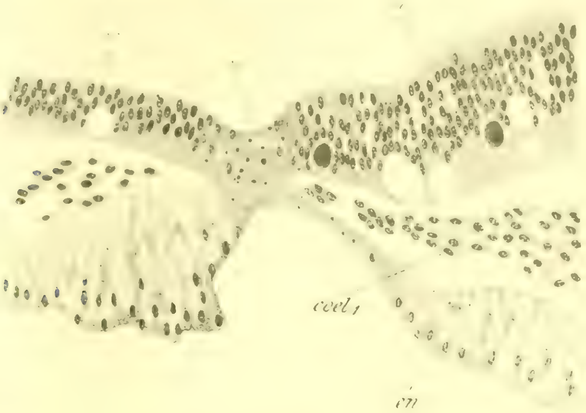
Auf den ferneren Stadien geht ein auffallender Prozeß einer Umdifferenzierung eines Teiles des erwähnten Epithels vor sich. Als Resultat dieses Prozesses erhält der gesamte vordere Darmteil den Charakter eines typischen, vacuolisierten Gewebes, mit hohen protoplasmaarmen Elementen; auf Schnitten erscheint dieses Gewebe von grobnetzförmiger Struktur, wie dieselbe für den vorderen Darmteil der Enteropneusta charakteristisch ist. Auf diese Weise entsteht aus einem Epithel, das nach einem Typus gebaut ist, durch Umdifferenzierung ein Epithel von durchaus anderem Charakter.

Aus einem derartigen Epithel besteht jetzt das blinde Darmende (Textfig. 8, b_2), über welchem zu dieser Zeit das Ectoderm eine Ausstülpung — die Anlage des späteren Rüssels — bildet. Der Umdifferenzierungsprozeß des alten Epithels in das neue, welches einen vollkommen andern Charakter aufweist, vollzieht sich aber rasch. Er kann auf den in Fig. 5, Taf. XIII; Fig. 13—15, 17, Taf. XIV; Fig. 19, Taf. XV abgebildeten Schnitten verfolgt werden.

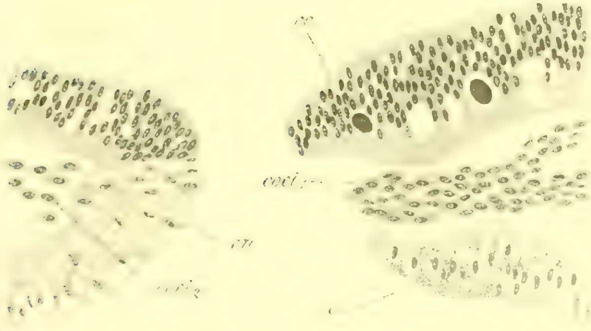
Die weitere Differenzierung der mit dem vorderen Abschnitt des Darmes verbundenen Organe ist in dem Schema (Textfig. 8, b_3) und in den Fig. 1, 5, Taf. XIII; Fig. 13, 14, 15, 17, Taf. XIV; Fig. 19, Taf. XV; Fig. 34, Taf. XVI abgebildet. Auf Kosten dieses blinden Sackes des umdifferenzierten vorderen Darmabschnittes bildet sich die sog.

Notochorda (Darmdivertikel), der Oesophagus mit der Mundöffnung und durch weitere Differenzierung die Kiemensäcke.

Mund. Der Bildungsprozeß des Mundes wird durch einige der weiter unten angeführten Zeichnungen (Textfig. 9) gut illustriert; letztere stellen einen Teil der auf Fig. 34, Taf. XVI und Fig. 5, Taf. XIII bei sehr schwacher Vergrößerung wiedergegebenen Schnitte bei stärkerer Vergrößerung dar. Auf diesen ist es ersichtlich, daß in dem Gebiet des späteren Mundes (*) das Ectoderm und das Entoderm in enge Berührung gekommen sind, sich entsprechend modifiziert haben und gleichsam verschmolzen sind. An der Stelle der Verschmelzung erfolgt alsdann ein Zerstörungsprozeß der Gewebe (Textfig. 9 *).



Textfig. 9.

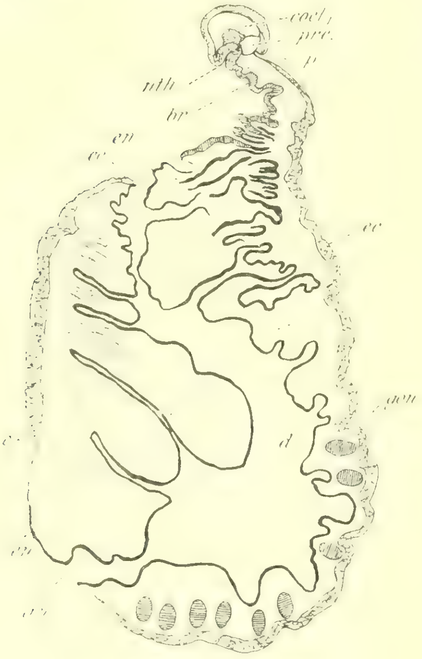


Textfig. 10.

In dem folgenden Stadium ist der Mund bereits gebildet, und zwar an der Stelle, wo vorher ein Degenerationsprozeß vor sich ging.

Interessant ist die Tatsache, daß im Resultat eines derartigen Prozesses im Gebiet des Mundes das Ectoderm noch vom Entoderm getrennt ist — eine Verwachsung beider Wandungen ist noch nicht erfolgt (Textfig. 10). Ich will mich nicht auf weitere Einzelheiten einlassen, da die Zeichnungen ausgezeichnet mit großer Klarheit den ganzen Verlauf des Prozesses wiedergeben, so daß eine Beschreibung überflüssig ist.

Hinsichtlich der Regeneration des hinteren Darmes ist zu bemerken, daß, wie das Schema (Textfig. 8) sowie die auf Fig. 17, Taf. XIV und Textfig. 11 wiedergegebenen Schnitte dartun, ein besonderes Proctodäum in den Regenerationsstümpfen von *Ptychodera* nicht gebildet wird. Der Darm mündet ohne Beteiligung eines ectodermalen Anus nach außen. Bisweilen drängt das Entoderm auch die ectodermalen Hautdecken ab und stülpt sich nach außen vor (Textfig. 11).



Textfig. 11.

Notochorda. Die Regeneration dieses Organs, welches die irrationelle Bezeichnung »Notochorda« erhalten, verläuft in verschiedener Weise in Abhängigkeit von dem Verlauf der ersten Regulierung, d. h. der Wundverheilung und der ersten Regenerationsprozesse.

Der Regenerationsmodus der Notochorda kann auf zwei Typen zurückgeführt werden: nach dem einen Typus wird das Organ in dem Falle regeneriert, wenn der Darm vorn offen erscheint (Textfigur 8, a_1—a_3), nach dem zweiten, wenn der Darm vorn verwächst (Textfig. 8, b_1—b_3). In den oben angeführten Schemata ist es leicht, beide Differenzierungsmodi der Notochorda zu verfolgen. In beiden Fällen bildet sich das Organ auf Kosten des Darmepithels. Der Unterschied besteht darin, daß im ersten Falle die Notochorda als eine kleine Einstülpung eines Abschnittes des Entodermepithels in den neugebildeten Rüssel auf der dorsalen Seite des Darmes entsteht, im zweiten Falle wandelt sich in die Notochorda der ganze vordere (zum Blindsack gewordene) Abschnitt des Darmes, infolge einer Bildung der Mundöffnung nicht in der Medianlinie, sondern auf der ventralen Seite des Tieres.

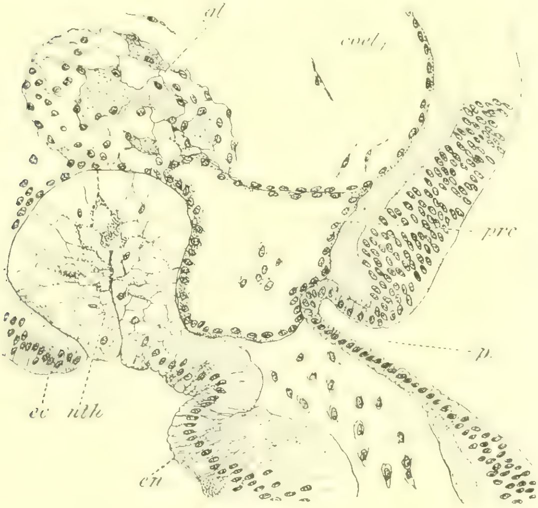
Bisweilen tritt übrigens auch der Fall ein, daß bei der zweiten Differenzierungsart des vorderen Darmabschnittes der Mund an einer derartigen Stelle entsteht, daß die Notochorda sich bei diesem Prozeß überhaupt nicht bildet, da vor dem Munde kein blinder Darmabschnitt nachbleibt (Fig. 5, Taf. XIII und Fig. 15, Taf. XIV). In diesem Falle entsteht die Notochorda sekundär durch Einsenkung in den Rüssel des Abschnittes des Entodermepithels an der Grenze zwischen Ento- und Ectoderm.

Die Entstehung der Notochorda erfolgt nach dem zweiten erwähnten Modus bedeutend einfacher als nach dem ersten; im letzteren Fall sind verschiedene Deutungen der Ursache einer Einstülpung eines Entodermteiles zwecks Bildung eines Blindsackes — der künftigen Notochorda des Rüssels — möglich. Ich glaube diese Bedingungen, nach dem Studium verschiedener Stadien der Bildung der Notochorda bei verschiedenen Amputationsarten und an einer großen Zahl von Präparaten, klargestellt zu haben: meiner Ansicht nach besteht der Hauptstimulus, welcher die Bildung einer Einsenkung eines Teiles des Entoderms in den Rüssel hervorruft, in einem ungleichmäßigen Wachstum des Ecto- und Entoderms. Tatsächlich übt das Ectoderm infolge seines energischen Wachstums in den ersten Entwicklungsstadien der Knospe einen starken Druck auf das mit ihr verwachsene Entoderm aus und zwingt dasselbe, eine Falte zu bilden — Beginn einer Differenzierung der Notochorda. Dieser Prozeß führt zur Bildung desjenigen Typus einer Notochorda, welcher auf den Fig. 1, Taf. XIII; Fig. 13, 14, Taf. XIV; Fig. 33, Taf. XVI; Textfig. 4, 11, 12 abgebildet ist. Der histologische Charakter der dorsalen und ventralen Hälfte des Organs ist vollkommen gleich.

Die Verhältnisse sind durchaus andrer Art in den Fällen, wenn histologisch eine dorsale und ventrale Seite der neuentstandenen Notochorda unterschieden werden kann. Als Beispiel mögen die Fig. 12, Taf. XIV; Fig. 18, Taf. XV dienen, auf denen zu erkennen ist, daß das dorsale Gebiet des Organs histologisch die unmittelbare Fortsetzung des alten Oesophagusepithels, von blasigem Bau, darstellt, während die ventrale Wand eine Neubildung ist; letztere besteht aus einem Epithel, dessen Zellen protoplasmareich sind und keine Vacuolen bilden. Die große Anhäufung von Kernen in den oberen Abschnitten des Epithels weist auf dessen embryonalen Charakter hin. Mit der Annäherung an das proximale Ende (an das Ectoderm) wird dieses

Epithel allmählich dünner und schließlich an der Verwachsungsstelle mit dem Ectoderm vollkommen einschichtig (Fig. 28, Taf XVI). Das alte, charakteristische, den Oesophagus auskleidende Epithel geht hier ganz allmählich in dieses dünne, einschichtige über. Derartige Präparate beweisen, daß die Notochorda in diesem Falle nicht infolge einer einfachen Ausbuchtung der alten Wand des Oesophagus, wie es auf den in Textfig. 4, 12, 22 und Fig. 22, Taf. XV; Fig. 33, Taf. XVI illustrierten Präparaten der Fall ist, entsteht, sondern infolge einer Reihe eng miteinander verknüpfter Prozesse eines ungleichmäßigen Wachstums des Ecto- und Entoderms.

Die histogenetischen Prozesse, welche bei der Regeneration der Notochorda beobachtet werden, illustrieren ausgezeichnet die zugehörigen Figuren, die besser als jegliche Beschreibung einen Begriff von dem Verlauf des Prozesses und von dem Bau der regenerierten Notochorda geben: aus diesen Zeichnungen (Textfig. 4, 12) ist ersichtlich, daß seinem histologischen Bau nach dieses Organ sich von dem vorderen Darmabschnitt, d. h. dem Oesophagus, dessen direkte Fortsetzung es darstellt, nicht unterscheidet.



Textfig. 12.

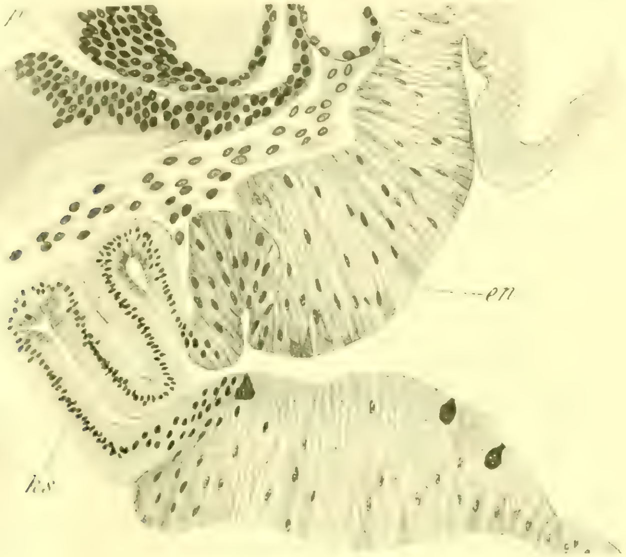
Die Notochorda weist gewöhnlich einen deutlichen Hohlraum auf. Bisweilen ist letzterer äußerst schmal (Fig. 13, Taf. XIV), bisweilen ist derselbe dermaßen gut ausgebildet, daß das Organ auf Schnitten den Eindruck einer dünnwandigen Röhre darstellt (Fig. 21, Taf. XV; Fig. 9, 12, Taf. XIV; Fig. 27, Taf. XVI).

Häufig bilden sich in der Wand der Notochorda Drüsen, die sich intensiv in Hämatoxylin färben.

Kiemenapparat. Die Bildung der Kiemen im regenerierten vorderen Abschnitt von *Ptychodera* beginnt erst dann, wenn in demselben bereits säntliche übrigen Organe differenziert sind. In den

Stadien, in welchen erst die Bildung der Kiemensäcke ihren Anfang nimmt, ist der Rüssel bereits vollkommen differenziert, während der Kragen erst im Beginn einer Differenzierung ist.

Die ersten Entwicklungsstadien des Kiemenapparates sind auf Textfig. 13, 14 und Fig. 1, Taf. XIII; Fig. 14, Taf. XIV dargestellt; der beginnende Bildungsprozeß des Kiemenapparates dokumentiert sich darin, daß auf der dorsalen Seite des vorderen Darmabschnittes zwei Reihen von symmetrisch angeordneten Falten entstehen. Bisweilen werden diese Falten auf der lateralen Fläche des Darmes gebildet, stets sind sie jedoch senkrecht zur Längsachse des Tieres angeordnet.



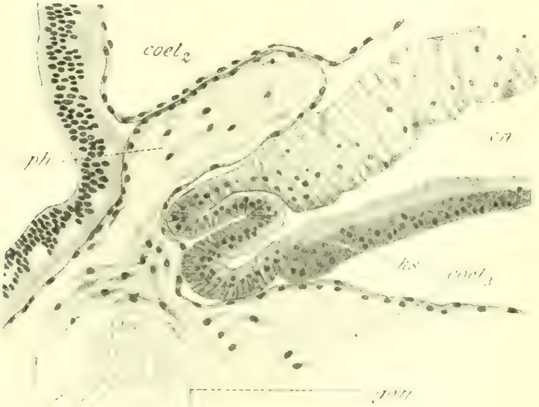
Textfig. 13.

In dem angeführten Stadium sind bereits zwei und drei Faltenpaare gebildet; ich bin jedoch im Besitz von Stadien, auf denen nur eine Falte sichtbar ist.

Der Differenzierungsprozeß dieser primären Kiemensäcke erfolgt in demjenigen Darmabschnitt, welcher bereits umdifferenziert ist und ein für den Oesophagealabschnitt des normalen Darmes der Enteropneusta charakteristisches Aussehen angenommen hat. In den Fig. 1, Taf. XIII und Textfig. 13 ist tatsächlich zu erkennen, daß die Kiemensäcke sich im Gebiet des hohen, vacuolisierten Epithels, das an Stelle des für das hintere Darmende charakteristischen Epithels gebildet worden ist, anlegen.

Es muß jedoch bemerkt werden, daß nicht selten die Kiemensäcke unterhalb der Grenze des vacuolisierten Epithels, im Gebiete des typischen Epithels des hinteren Darmabschnittes, wo eine derartige Umdifferenzierung nicht erfolgt ist, entstehen. Die auf den Textfig. 14 und Fig. 13, 14, Taf. XIV dargestellten Präparate illustrieren diesen Prozeß; dieselben stellen Sagittalschnitte dar durch den vorderen, regenerierten Teil von *Ptychodera minuta* auf dem Stadium der Bildung des zweiten Kiemensackes, wobei eine Darmfalte bereits in einer Kiemenöffnung nach außen mündet (Fig. 13, Taf. XIV und Textfig. 15). Ungeachtet einer geringeren Vergrößerung ist der Unterschied im histologischen Bau des Epithels des vorderen und des hinteren Darmabschnittes scharf ausgeprägt.

Mit der Zunahme einer Differenzierung der Kiemenfalten erleidet das Epithel derselben eine komplizierte Umgestaltung, infolgedessen die Wandungen, welche die Anlage der Kiemensäcke darstellen, einen eigenartigen, charakteristischen Bau aufweisen. Ihre Zellen ordnen sich in einer Reihe an, nehmen Cylinderform an und erhalten Wimpern. Textfig. 13 gibt eine klare Vorstellung von der allmählichen Bildung der Kiemenspalten und des Prozesses einer Umdifferenzierung des Entodermepithels. In der soeben gebildeten oberen Falte hat das Epithel noch das Aussehen des für den vorderen Darmabschnitt charakteristischen Epithels, während in den unteren Falten die Epithelzellen sich bereits in der für die Wandungen der Kiemensäcke charakteristischen Weise angeordnet haben.

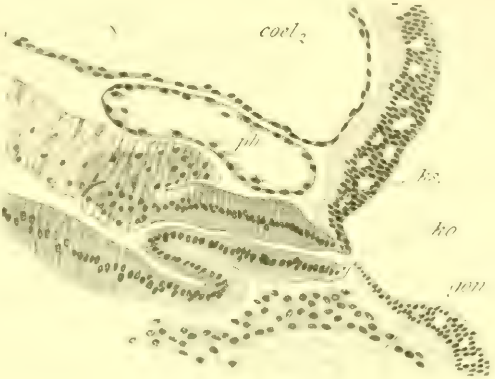


Textfig. 14.

Eine gleiche Umdifferenzierung erfolgt auch in dem zweiten in

Betracht gezogenen Falle, wenn die Anlage der Kiemenfalten im Gebiet des Epithels des hinteren Darmabschnittes erfolgt. Aus einem Epithel mit regellos eingestreuten Kernen entsteht ein typisches, cylindrisches Flimmerepithel (Textfig. 15).

Es ist mir nicht gelungen, irgendwelche Gesetzmäßigkeit in der Reihenfolge des Auftretens der Kiemenfalten, desgleichen auch in dem Auftreten der Kiemenöffnungen festzustellen. Jedenfalls entstehen die Kiemenfalten nicht auf einmal, sondern allmählich, eine nach der andern, entweder von oben nach unten, oder es entstehen zunächst eine oder zwei centrale Falten, die sich rasch differenzieren und das typische Aussehen erhalten, worauf nach oben und nach unten der Bildungsprozeß neuer Falten beginnt.



Textfig. 15.

Die Kiemenporen entstehen durch einfachen Einriß der Kiemenfalte nach außen (Textfig. 15). Wenn bisweilen auch eine geringe Einstülpung des Ectoderms dem auswachsenden Edtodermsack entgegen sich bildet, so ist die Beteiligung des Ectoderms auch in diesem Fall sehr gering (Textfig. 21).

Auf Grund des Studiums mehrerer Zehner von Schnittserien komme ich somit zum Schluß, daß das Ectoderm entweder gar nicht an der Bildung des Kiemenapparates beteiligt ist, oder aber, daß diese Beteiligung sich nur auf die Bildung der Kiemenporen beschränkt.

Nervensystem. Die subcutane Nervenfaserschicht tritt sehr früh auf; fast sofort nach Bildung des neuen Ectoderms beginnt unterhalb desselben die Differenzierung dieses charakteristischen Gewebes. Sie entwickelt sich (wie bereits Bateson für *Balanoglossus kowalevskii* [85] nachgewiesen hat) aus Fortsätzen ectodermaler Zellen, die sich untereinander in eine dichte Fasermasse verflechten. Die Nervenfaserschicht erreicht sehr bald ihre normale Dicke, worauf die Differenzierung der Nervencentra beginnt.

An der Basis des Rüssels verdickt sich das Ectoderm im Umkreise. Die Nervenfaserschicht erreicht eine besonders große Mächtigkeit — es entsteht der für den Rüssel der Enteropneusta charakteristische

Nervenring. Besonders stark ausgeprägt ist die Verdickung auf der dorsalen Seite des Rüssels (Fig. 2, Taf. XIII), wo es bisweilen sich in die Tiefe senkt, allseitig von Ectoderm umwächst und sich in ein Bläschen mit deutlichem Hohlraum umwandelt. Die Ähnlichkeit eines derartigen Bläschens mit dem dorsalen Nervenrohr des Kragens wird noch durch den Umstand vermehrt, daß die Zellschicht ebenso wie in dem Nervenrohr des Kragens nach innen zu angeordnet ist und den Hohlraum des Bläschens auskleidet.

Dieses Bläschen schnürt sich übrigens in seltenen Fällen vollkommen vom Ectoderm der dorsalen Rüsseloberfläche ab, gewöhnlich bleibt er mit derselben in Zusammenhang, obgleich sein Hohlraum nicht mehr nach außen mündet.

Sehr früh erfolgt desgleichen die Differenzierung des dorsalen Nervenstranges im Kragengebiet. In den frühesten Stadien der Sonderung des Kragensegmentes ist auf seiner dorsalen Seite ein Ectodermverdickung vorhanden, die hauptsächlich in einer starken Konzentration der Nervenfaserschicht längs der dorsalen Seite des Kragens in der Medianlinie beruht. Diese mediane Hautverdickung, die sich in einen Nervenstrang differenziert hat, stellt in dem beschriebenen Stadium die unmittelbare Fortsetzung des dorsalen Rumpfnerven dar, wobei sie sich histologisch von demselben nicht unterscheidet. Ich verweise zum Vergleich auf die Fig. 26, Taf. XVI und Textfig. 20. Die erstere stellt einen Querschnitt durch den regenerierten Kragen vor; dieselbe läßt den Bau des Kragennerven in einem frühen Entwicklungsstadium erkennen; die zweite Figur gibt einen Querschnitt durch den Rumpf von *Ptychodera* wieder mit einem vollkommen differenzierten Dorsalnerven (*nd*).

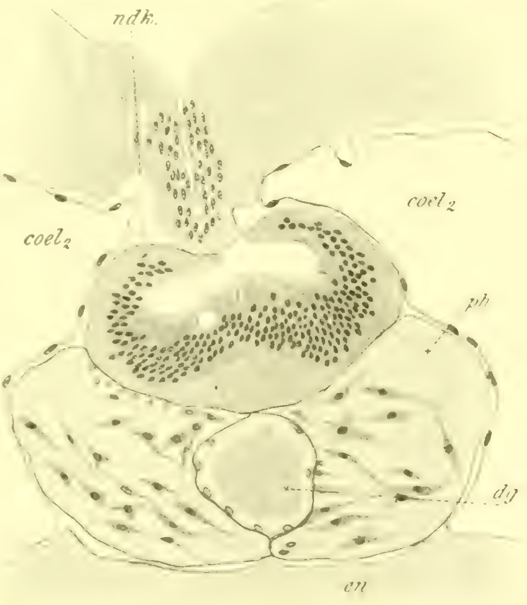
Die weitere Differenzierung des Nervenrohres des Kragens, d. h. die Umwandlung des Nervenstranges in ein Rohr, erfolgt auf verschiedene Weise. Der gewöhnlichste Bildungsmodus des endgültigen Kragennerven besteht darin, daß die ganze dorsale Ectodermwand in der ganzen Ausdehnung des Kragens sich in die Tiefe senkt — es entsteht eine breite offene Rinne; dieselbe ist deutlich sichtbar auf Fig. 4, Taf. XIII, welche den vorderen Teil einer in Regeneration begriffenen *Ptychodera minuta* mit bereits differenziertem Rüssel und Kragen darstellt. Das Ectoderm ist auf der dorsalen Seite des Kragens dermaßen tief eingestülpt, daß der Eindruck erhalten wird, als wäre der Kragen in zwei Lappen geteilt (Fig. 9, Taf. XIV). Fig. 9 u. 10 Taf. XIV sind Querschnitte durch den Kragen des in Fig. 3, 4, Taf. XIII dargestellten Exemplares (andre Schnitte derselben Serie sind auf Textfig. 20 und 21 abgebildet).

Die angeführten Präparate beweisen deutlich, daß im Moment der Invagination der Nervenstrang des Kragens histologisch ein bereits vollkommen differenziertes Gebilde ist.

In den weiteren Stadien schließen sich die Ränder der Rinne: es entsteht ein Nervenrohr, welches lange Zeit in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Ectoderm verbunden ist. Entsprechend der Lagerung des Nervenrohres unter der Oberfläche des Ectoderms bleibt auf der Oberfläche des Kragens lange Zeit eine Vertiefung bemerkbar — dieselbe gleicht sich nur in sehr späten Stadien aus.

Ich will hier noch bemerken, daß der Invaginationsprozeß gleichzeitig in der ganzen Ausdehnung des Kragens erfolgt.

Der beschriebene Bildungsmodus des Nervenrohres, und zwar durch Invagination, muß als der typischste angesehen werden. Seltener habe ich einen andern Bildungstypus des Nervenrohres im Kragen beobachten können, welcher klar auf den in Fig. 26 und 31, Taf. XVI abgebildeten Schnitten verfolgt werden kann. In diesen Präparaten sind die ersten Prozesse sichtbar, infolge derer der ursprünglich als kompakte Verdickung des Ectoderms auf der dorsalen Oberfläche des Kragens erscheinende Nervenstrang sich in ein Rohr umwandelt; es handelt sich in diesen Fällen um ein Auswachsen je einer Ectodermfalte beiderseits von dem Nervenstrang, wobei schließlich die ursprünglich an der Oberfläche gelegene Nervenplatte unterhalb der Haut zu liegen kommt. Es ist interessant, daß einige Präparate (z. B. das auf Textfig. 16 abgebildete) zugunsten des Umstandes gedeutet werden müssen, daß die Nervenplatte bei diesem Prozeß bisweilen seitlich vom Ectoderm abgespalten wird, sich in den Kragen einsenkt.



Textfig. 16.

wobei die Umwandlung derselben in ein Rohr auf dieselbe Weise vor sich geht wie bei *Amphioxus*, durch Krümmung der Ränder der Nervenplatte nach oben und nachfolgende Verwachsung derselben.

Regeneration und Ontogenese.

Nachdem ich mein Tatsachenmaterial angeführt habe, nachdem ich die organogenetischen Prozesse bei der Regeneration der Enteropneusta dargelegt habe, gehe ich nunmehr auf einen Vergleich der regenerativen Organogenese mit der embryonalen über. Es kann nicht geleugnet werden, daß ein Vergleich der Regeneration und Ontogenese in vielen Fällen beträchtliche Schwierigkeiten darbietet. Ungeachtet der großen Rolle, welche die Enteropneusta zurzeit in der Morphologie spielen, ist die embryonale Entwicklung der Vertreter dieser Gruppe bei weitem nicht genügend ausführlich studiert worden.

Segmentation. Bei der Regeneration eines im Schwanzteil amputierten Teiles wird zunächst das I. Segment (der Rüssel) gebildet und darauf erst an der Grenze zwischen I. und III. Segment das II. Segment (der Kragen) angelegt. Dieselbe Aufeinanderfolge der Segmente wird auch bei der embryonalen Entwicklung beobachtet, z. B. bei der Formation des Embryo von *Balanoglossus kowalewskii* Ag. Nach den Beobachtungen von Bateson (84, Pl. XIII, Fig. 11—14, S. 135) wird der ursprünglich nicht segmentierte Embryo durch eine Einschnürung in zwei Segmente, das I. und III., d. h. in den Rüssel und den Rumpf geteilt; erst in den folgenden Stadien wird das II. Kragenmetamer angelegt. Dieselbe Aufeinanderfolge der Segmente wird auch bei dem Knospungsprozeß der Pterobranchia, wie *Cephalodiscus*, desgleichen auch *Rhabdopleura* beobachtet.

Cölom. Bei der Regeneration von *Ptychodera* wird das Cölom, wie es dargelegt worden war, stets aus Elementen der alten Abschnitte der Cölomhöhle — des Cölothels und des Cölenchyms — gebildet. Während der Ontogenie entsteht jedoch das Cölom aus Elementen des Entoderms. Es wird somit in diesem Falle keine vollkommene Analogie der Prozesse gefunden; meiner Meinung nach ist jedoch der Unterschied durchaus nicht so beträchtlich, wie er auf den ersten Blick erscheint.

Zunächst muß darauf aufmerksam gemacht werden, daß bisweilen bei der embryonalen Entwicklung die Cölomhöhlen des Kragens nicht als selbständige Ausstülpungen der Wand des primären Darmes gebildet werden, wie es Bateson für *Balanoglossus kowalewskii* beschrieben hat. Bei *Tornaria* stellen nach Spengel die Cölomhöhlen des Kragens abgesonderte Abschnitte des Cöloms des Rumpfsegmentes dar.

Auch bei der Ontogenese wird somit das Kragencölom bisweilen nicht unmittelbar aus dem Entoderm gebildet, sondern entsteht aus Elementen des bereits gebildeten Rumpfcöloms. Schwieriger erscheint die Durchführung einer Parallele zwischen Regeneration und Ontogenie bei den Bildungsprozessen des Rüsselcöloms (Eichelcöloms). Bei der Regeneration entsteht das Rüsselcölom stets aus Elementen des Kragen- oder Rumpfcöloms. Bei der embryonalen Entwicklung (bei *Balanoglossus kowalewskii* nach Bateson) entsteht das Rüsselcölom durch Abschnürung eines selbständigen unpaaren Sackes vom vorderen Teil des embryonalen Vorderdarmes (Bateson, 84, 85). Hierbei ist jedoch nicht zu vergessen, daß der Modus der enterocölen Entstehung des Rüsselcöloms bei der embryonalen Entwicklung der Enteropneusta vorläufig nur für *Balanoglossus kowalewskii* beschrieben ist (Bateson, 84, 85). Hinsichtlich der Entstehungsweise des Rüsselcöloms bei denjenigen Formen, welche während der Entwicklung eine Metamorphose erleiden, wissen wir zurzeit gar nichts; dieser Prozeß ist bei keiner der bisher bekannten zahlreichen Formen der *Tornaria* studiert worden.

Es ist daher mindestens frühzeitig von einem Nichtparallelismus der Prozesse der Regeneration und Ontogenese in bezug auf die Rüsselentwicklung bei *Ptychodera* zu reden, da wir nicht wissen, auf welche Weise die Cölomhöhle des Rüssels dieser Form während der embryonalen Entwicklung entsteht. Sollte es sich jedoch herausstellen, daß bei der embryonalen Entwicklung das Rüsselcölom von *Ptychodera minuta* aus dem primären Darm, ähnlich wie bei *Balanoglossus kowalewskii* Ag. entsteht, so ist meiner Meinung nach auch dann prinzipiell kein Grund vorhanden, in den beiden Bildungsmodi des Cöloms bei der Regeneration und bei der Ontogenese einen dermaßen großen Unterschied zu sehen, wie es Délage und Hérouard tun. Nach der auf der oben angegebenen (S. 237) Bemerkung Spengels basierten Ansicht dieser Forscher ist bei der Regeneration die Cölomhöhle »obligé de reformer aux depens d'un feuillet différent de celui, qui l'a engendré chez l'embryon« (S. 53).

Bei der Regeneration nimmt das Rüsselcölom seinen Anfang aus Cölomelementen, d. h. mit andern Worten, das neue Mesoderm entsteht aus dem alten Mesoderm.

Perihämalräume. Die embryologischen Befunde über die Entwicklung dieser Gebilde sind recht spärlich, jedoch genügend präzis. Einige Befunde werden bei Bateson (85, S. 97, 108, Fig. 28, Tab. VI) gefunden, doch ergeben seine Befunde in dieser Hinsicht wenig Tatsachenmaterial.

Beim Embryo erscheinen die Perihämalräume ziemlich früh — Bateson konstatierte ihre Anwesenheit bei einem Embryo auf dem Stadium mit einer Kiemenspalte. Sie entstehen als zwei blinde Ausstülpungen der Wand des Rumpfcöloms, welche in den Kragen einwachsen. Derart sind die unmittelbaren Beobachtungen von Morgan (92, S. 427). Auf dieselbe Weise entstehen die Perihämalräume auch bei der Regeneration (Textfig. 14; Fig. 14, Taf. XIV).

Interessant sind einige Präparate von Bateson, welche er auf Fig. 28, Tab. VI zeichnet. Nach diesen Präparaten entstehen die Perihämalräume des Embryo bisweilen auf Kosten des Kragencöloms, wobei sich jeder derselben von der entsprechenden Hälfte der Cölomhöhle auf der dorsalen Seite längs der Medianlinie abschnürt. Bateson deutet seine Präparate auch in diesem Sinne (S. 97), wobei er jedoch hinzufügt, daß das Schicksal dieser Gebilde ihm nicht vollkommen klar ist. Ich erwähnte bereits, daß ich etwas ähnliches auch bei der Regeneration habe beobachten können. Einige Präparate lassen die Annahme zu, daß die Perihämalräume bisweilen durch Abspaltung von den Cölomhöhlen des Kragens entstehen. Ich wage es jedoch nicht, in Berücksichtigung des zufälligen Charakters der Beobachtung irgendwelche bestimmte Aussage zu machen.

In den frühen Stadien weisen die Perihämalräume der Embryonen von *Balanoglossus kowalewskii* gut ausgebildete Hohlräume auf, wie es klar aus den Zeichnungen von Bateson (85) ersichtlich ist. Die perihämalen Kanäle des in Regeneration begriffenen Kragens von *Ptychodera* entbehren desgleichen, wie ich es an der entsprechenden Stelle beschrieben habe, der Zellelemente in ihren Höhlen. In dieser Hinsicht stimmen meine Beobachtungen vollkommen mit den Befunden von Bateson überein. Spengel (93, S. 439) behauptet im Gegenteil, daß bei den von ihm untersuchten jungen Enteropneusta »ein Hohlraum war nicht zu erkennen; sie schienen vielmehr ganz von Zellen ausgefüllt«, wie es auch auf Fig. 146, 145 dargestellt ist. Es ist möglich, daß der Forscher bereits beträchtlich vorgeschrittene Stadien vor Augen hatte, obgleich, nach der Größe der Elemente zu urteilen, er offenbar Schnitte durch sehr junge Embryonen abbildet.

Cardiopericardium. Dieses Organ nimmt bei der Regeneration seinen Ursprung von den Elementen des Rüsselcöloms — das Pericardialbläschen wird von der Peritonealwand gebildet. Die Befunde über die Bildung dieses Bläschens bei der embryonalen Entwicklung der Enteropneusta sind widersprechend. Bateson (86) hat die mesodermale Herkunft der »proboscis gland« (= des Pericardiums) nachgewiesen. Seiner Beschreibung nach entsteht dieses Organ beim Embryo von *Balanoglossus kowalewskii* als Spalte in einem Haufen dorsal von der Notochorda gelegener Mesenchymzellen. Gegen diesen Befund von BATESON hat SPENGEL energischen Widerspruch (80 und 93) erhoben. Dieser Autor leugnet die Befunde von BATESON und besteht ebenso wie BOURNE auf einer ectodermalen Natur der »Herzblase« (= Pericardium) der *Tornaria*. Die Beobachtungen von MORGAN (92) bestätigten die Ansicht von BATESON; nach den Beobachtungen MORGANS entsteht bei *Tornaria* dieses Organ aus Mesenchymzellen. Auf Grund dieser Befunde fehlt somit jeglicher Beweis von der ectodermalen Herkunft des Pericards bei der embryonalen Entwicklung der Enteropneusta. Die Beobachtungen von BATESON und MORGAN sprechen im Gegenteil deutlich dafür, daß dieses Organ sowohl bei der direkten als auch bei der indirekten Entwicklung aus dem Mesenchym sich bildet. Sowohl bei der Regeneration als auch bei der Ontogenese ist das Cardiopericardialbläschen somit mesodermaler Herkunft. Es ist jedoch unzweifelhaft, daß die Art der Differenzierung des Organs eine verschiedene ist: bei der Ontogenese entsteht das Bläschen offenbar aus einzelnen isolierten Zellen, bei der Regeneration durch Abschnürung von dem Rüsselcölom.

Mir scheint es, daß die vom embryonalen Typus abweichende Entwicklung in dem Sinne gedeutet werden muß, daß in diesem Falle die regenerative Organogenese nach einem primären, palingenetischen Modus verläuft.

Nephridien. Sowohl BATESON als SPENGEL, welche den Bildungsprozeß des Nephridiums während der embryonalen Entwicklung der Enteropneusta beobachtet haben, berücksichtigen nicht den Cölomtrichter und sprechen nur von dem ectodermalen Nephridialkanal. Infolgedessen sprechen beide Forscher natürlich von der ectodermalen Natur des ganzen Nephridiums.

Auch bei der Regeneration entsteht, wie oben berichtet wurde, der Ausführungskanal durch Invagination eines Ectodermabschnittes. Den Trichter, welcher nicht selten ausgezeichnet im jungen, in Regeneration begriffenen Rüssel ausgebildet ist, beschreibt weder BATESON noch SPENGEL. Offenbar tritt dieser Trichter bei der Ontogenese nicht auf, wie er auch häufig bei der Regeneration nicht ausgebildet ist.

Vorder- und Hinterdarm. Mund und Anus. Bei der Regeneration von *Ptychodera* wird, wie oben erwähnt, kein ectodermales Stomodeum und Proctodeum gebildet. Bei den regenerierten Exemplaren ist der gesamte Darm entodermaler Herkunft.

Die Herkunft des Vorder- und Hinterdarmes von *Tornaria* ist uns unbekannt. bei der Entwicklung bildet sich jedoch bei *Balanoglossus kowalewskii* der ganze Darm aus dem Entoderm. Diese Form weist nicht einmal Spuren eines ectodermalen Proctodeum und Stomadeum auf (BATESON, 84). Der Regenerationsprozeß gleicht somit im gegebenen Falle vollkommen dem Vorgange, welcher bei der embryonalen Entwicklung der Enteropneusta, die keine komplizierte Metamorphose erleidet, beobachtet wird. Wie weit dieser Prozeß typisch ist, läßt sich nicht beurteilen, solange die ersten Entwicklungsprozesse der *Tornaria* unbekannt sind.

Notochorda. Während der embryonalen Entwicklung entsteht die sog. Notochorda durch Einstülpung in den Rüssel eines Teiles des Oesophagus. Die Beschreibung und besonders die prachtvolle Zeichnung von MORGAN (Fig. 40, Pl. XXVI) lassen keine Zweifel übrig, von der vollkommenen Analogie des Bildungsprozesses der Notochorda bei der embryonalen Entwicklung und bei der Regeneration.

Kiemenapparat. Beim Vergleich der Beobachtungsresultate sämtlicher Forscher, die die embryonale Entwicklung der Enteropneusta untersucht und den Entwicklungsprozeß des Kiemenapparates studiert haben (MORGAN, METSCHNIKOFF, AGASSIZ, SPENGEL) mit meinen Beobachtungen über die Entstehung der Kiemensäcke dieser Tiere bei der Regeneration, ist nur der Schluß möglich, daß in dem gegebenen Falle eine vollkommene Analogie zwischen der regenerativen und ontogenetischen Organogenese vorhanden ist.

Rüsselskelet. Die Herkunft des sog. Rüsselskelettes ist eine recht dunkle und embryologisch bisher ungelöste Frage. Auf Grund der Untersuchungen von SPENGEL kann mit einiger Sicherheit die Cölom-(cölenchyme) Natur des Skelettes bei den Enteropneusta angenommen werden, wodurch ein vollkommener Parallelismus des Bildungsprozesses dieses Organs bei der Ontogenie und bei der Regeneration durchgeführt werden kann. Die endgültige Lösung dieser Frage muß jedoch natürlich späteren embryologischen Untersuchungen vorbehalten werden.

Nervensystem. Bei der embryonalen Entwicklung kann der hohle Nerv des Kragens auf verschiedene Weise gebildet werden. Vor allem muß bemerkt werden, daß in den frühesten Stadien beim Embryo eine ununterbrochene Ectodermverdickung längs der Medianlinie der dorsalen Seite vorhanden ist. In diesem Stadium unterscheidet sich der Kragennerv weder dem Bau noch seiner Lagerung nach vom Rumpfnerven, dessen direkte Fortsetzung er bildet. Dasselbe wird, wie oben berichtet worden war, bei der Regeneration beobachtet.

Der Prozeß der Anlage des Nervenrohres während der embryonalen Entwicklung kann auf zwei Arten oder Typen zurückgeführt werden. Bei denjenigen Formen, welche sich ohne Metamorphose entwickeln (und zwar bei *Balanoglossus kowalewskii*) entsteht dieses Organ durch Delamination (BATESON), bei den Enteropneusta, welche eine Metamorphose erleiden, durch Invagination.

BATESON beobachtete übrigens bei *Balanoglossus kowalewskii* nur in dem mittleren Abschnitt des Nervenrohres im Kragen eine Delamination, an dem vorderen und hinteren Ende des Kragennerven wird eine typische Invagination, wie bei sämtlichen *Tornaria*, beobachtet.

Als typische Entstehungsweise des Nervenrohres während der embryonalen Entwicklung muß somit die Invagination oder eine Modifikation derselben — der Prozeß einer Einsenkung einer Nervenplatte und ihr späterer Verschluß zu einem Rohre — angesehen werden. Auf dieselbe Weise entsteht der Prozeß bei der Regeneration.

Im Resultat der Betrachtung des oben angeführten Tatsachenmaterials komme ich somit zum Schluß, daß die regenerative und embryonale Organogenese einander vollkommen entsprechen. Die Resultate des Vergleichs der Prozesse bei der Regeneration und Ontogenese der Enteropneusta beweisen noch einmal die Unrichtigkeit der Ansichten von MORGAN, DRIESCH und ihrer Schulen, daß diese Erscheinungen einander nicht gleichen.

Das Studium der Regeneration der Enteropneusta bestätigt vollkommen die Ansicht, daß, wenn auch bei der Regeneration infolge gewisser Abweichungen keine vollkommene Analogie mit der Ontogenie zu erkennen ist, jedenfalls stets sämtliche Organe und Gewebe sich aus Elementen desselben Keimblattes entwickeln, welches ihnen während der Ontogenie den Ursprung gab.

Regeneration und Phylogenese.

Allgemeine Bemerkungen. Palingenetischer Charakter der regenerativen Organogenese. Atavismus bei der Regeneration.

Ich gehe nun zu einer der schwierigsten Fragen, welche mit dem Studium der Regeneration verknüpft sind, über, und zwar zur Frage, ob die Regenerationserscheinungen irgendwelche Beziehungen zur Phylogenese haben?

Entschiedene Gegner der Ansicht von vorhandenen Beziehungen der Regeneration zur Phylogenese sind MORGAN, DRIESCH und die ganze neovitalistische Schule.

Vor allem darf nicht aus dem Auge gelassen werden, daß die Regenerationsprozesse nach denselben Gesetzen verlaufen, nach denen die embryonalen Entwicklungsvorgänge vor sich gehen: ist dieses jedoch der Fall, so liegt, wie SCHULTZ (1905) mit Recht bemerkt, kein Grund vor, dem regenerativen Entwicklungsverlauf die phylogenetische Bedeutung abzusprechen. Im Grunde genommen ist uns der Zusammenhang der Ontogenie mit der Phylogenie nicht mehr bekannt, als der mutmaßliche Zusammenhang der Regeneration mit der Phylogenie.

Außerdem ist jedoch ein wichtiger Umstand nicht zu vergessen, daß nämlich die regenerative Organogenese einen primitiveren Charakter aufweist im Vergleich zur embryonalen Organogenese, welche oft reich an cänogenetischen Erscheinungen ist, und daß bei der Regeneration bisweilen atavistische Merkmale in die Erscheinung treten. Diese beiden Umstände geben dem Forscher die Möglichkeit an die Hand, viele phylogenetische Rätsel zu lösen.

Die drei Umstände: 1) die offenbare prinzipielle Analogie der Regeneration und Ontogenese, 2) der in einigen Fällen primitivere Charakter der regenerativen Organogenese, 3) Fälle von Atavismus, welche bisweilen während des Verlaufs der regenerativen Prozesse im Regenerat sich offenbaren, genügen vollkommen, um die Befunde der regenetiven Organogenese bei der Beurteilung phylogenetischer Probleme berücksichtigen zu dürfen.

Dem Atavismus können auch die Abweichungen von der normalen Entwicklung, von denen weiter oben die Rede war, zugezählt werden, welche durch einen palingenetischen Verlauf der Organogenese bedingt sind, denn die palingenetische Entwicklungsweise eines Organs ist gleichzeitig auch eine atavistische.

Mit der Bezeichnung Atavismus habe ich jedoch nicht den Modus der Differenzierung eines Organs im Auge, als vielmehr das Auftreten als Endresultat der Entwicklung in dem Regenerat derartiger Organisationseigenheiten, welche normale Individuen nicht offenbaren, welche jedoch höchstwahrscheinlich ihre entfernten Vorfahren aufgewiesen haben.

Es kann nicht geleugnet werden, daß die Frage über den Atavismus bisweilen nur schwachen Boden unter sich hat. Wir haben nur in dem Falle das Recht, zu behaupten, daß irgend ein Kennzeichen eine atavistische Erscheinung sei, d. h. den Vorfahren des betreffenden Tieres zukam, wenn wir die betreffenden Vorfahren und ihre Organisation kennen. Wir haben z. B. das volle Recht, das Auftreten zweier überzähliger Finger beim Pferde im Sinne von Atavismus zu deuten, da uns eine Reihe tertiärer Vorfahren dieses Tieres bekannt sind, bei denen die erwähnten Finger gut ausgebildet waren.

Wenn wir jedoch die Vorfahren nicht kennen, so ist die Deutung irgend einer Anomalie im Sinne von Atavismus nichts weiter als eine Hypothese.

Außer der Paläontologie stehen uns noch zwei Kriterien für eine Klarlegung der Phylogenie eines Tieres zu Gebote — die Embryologie und die vergleichende Anatomie. Indem wir uns dieser Disziplinen bedienen, schließen wir unter Berücksichtigung einer Cänogenese und der Convergenz a priori, d. h. besser theoretisch auf die morphologischen Merkmale der Vorfahren der studierten Tiergruppe.

Auf Grund der Morphologie der Enteropneusta können wir mit einer größeren oder geringeren Wahrscheinlichkeit die Abstammung derselben von einer ausgestorbenen Gruppe von Anneliden annehmen. Ich weise hier darauf hin, weil ich die Hypothese der Herkunft der Enteropneusta von annelidenähnlichen Vorfahren für die wahrscheinlichste halte und deswegen in vollkommen logischer Weise auch Grund dafür habe, sämtliche Abweichungen von dem normalen Verlauf der Organogenese auf ein Manifestwerden atavistischer Merkmale zurückzuführen, welche unwillkürlich auf eine Verwandtschaft der studierten Gruppe mit den Anneliden hinweisen.

Als Beispiel kann die Eichelpforte von *Ptychodera* dienen. Bei erwachsenen Tieren wird dieses Organ zurzeit als ein Homologon des Metanephridiums der Anneliden angesehen, hat jedoch mit diesem wesentlich nur den Umstand gemein, daß durch ihn das Cölom nach außen mündet. Die Morphologie gibt uns nichts Neues für eine Klarstellung seiner Morphologie. Wenn nun bei der Regeneration in einem gewissen Stadium dieses Organ als echtes Nephridium, welches mit einem besonderen Peritonealtrichter und einem Ectodermkanal versehen ist, angetroffen wird, so können wir natürlich diese Tatsache nicht anders denn als Atavismus deuten.

Derartige Tatsachen gestatten es uns, mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit auf den Bau des hypothetischen Vorfahrens der betreffenden Tiere zu schließen, d. h. mit andern Worten, gestatten es uns auf die Phylogenese derselben in gleichem Maße wie bei dem Studium der Ontogenie zu schließen.

Ich stimme somit vollkommen der Meinung von SCHULTZ und andern Forschern bei, daß der regenerativen Organogenese die phylogenetische Bedeutung nicht abgesprochen werden kann, weil bei der Regeneration dort palingenetische Prozesse vorwiegen, wo während der Ontogenie cänogenetische Eigenheiten stark zum Ausdruck gelangen.

Auf Grund des oben Mitgeteilten will ich nunmehr den Versuch machen, die morphologische Bedeutung der wichtigsten Organe der Enteropneusta in Betracht zu ziehen zwecks Klarstellung der wahrscheinlichen Organisation ihrer hypothetischen, annelidenähnlichen Vorfahren. Ich werde hierbei zunächst diejenigen Abweichungen im Bau des Regenerates beschreiben, welche ich als Atavismus zu deuten bereit bin.

Vermutliche Fälle von Atavismus bei der Regeneration von *Ptychodera*.

Das Auftreten verschiedener Abweichungen von der Norm während der Regeneration ist eine recht gewöhnliche Erscheinung. In der Mehrzahl der Fälle haben diese Abweichungen den Charakter einfacher Mißbildungen, die durch die Art der Amputation, durch anormale äußere Bedingungen u. a. m. verursacht sind. Unter diesen Abweichungen in Form von Mißbildungen werden jedoch bisweilen Fälle beobachtet, welche unwillkürlich die Aufmerksamkeit fesseln. In der Reihe derartiger von vielen Forschern registrierten Anomalien, haben einige unzweifelhaft eine morphologische Bedeutung, da in diesen Fällen das Regenerat entschieden atavistische Merkmale aufweist. Derartige Beispiele von atavistischen Erscheinungen sind hauptsächlich bei Arthropoden beschrieben worden (F. Müller, Schultz bei Crustaceen, Przibram, Brindli, Bordage bei Insekten, Schultz für Araneina)[1]. A. Giard bezeichnete einen derartigen Prozeß als »Régénération hypotypique«.

Verschiedene Anomalien entstehen häufig auch bei der Regeneration der Enteropneusta. Abgesehen von den Fällen, in denen das für die Regeneration bestimmte Stück an und für sich eine unregelmäßige Form hat, entstehen allerhand Mißbildungen auch bei der Regeneration amputierter Teile an derartigen Exemplaren, an denen die Amputation vollkommen regelmäßig, d. h. senkrecht zur Längsachse des Tieres ausgeführt worden war.

---

[1] Die von Schultz (05) und Fr. Müller (81) beschriebenen Fälle sind besonders demonstrativ. Es regenerieren in diesen Fällen Crustaceen (*Atypoida protimirum*, verschiedene Vertreter von *Astacus*) Zangen, welche andern Arten zukommen. Eine Reihe russischer *Astacus*-Arten (*A. pachypus*, *colchicus*, *fluviatilis*, *Kessleri*) regeneriert eine für *A. leptodactylus* — den Vorfahren der russischen Astacidae — charakteristische Zange. In dem von Fr. Müller beschriebenen Falle regeneriert *Atypoida* Zangen, welche für das Genus *Carodina* charakteristisch sind.

Häufig entsteht ein Rüssel mit verschiedenen Anhängen, welche bisweilen eine derartige Größe erreichen, daß der Rüssel äußerlich den Eindruck eines Doppelgebildes macht. Auf Fig. 57 (DAWYDOFF, 08) ist ein derartiges Exemplar von *Ptychodera* abgebildet, welches den Anschein erweckt, als besäße es zwei Rüssel. Das Studium der Schnittserie erweist jedoch, daß der kleinere Rüssel nur ein Teil des größeren ist, von welchem er durch Knospung entstanden ist. Es handelt sich hierbei um einen Sack, welcher von dem auswachsenden Bindegewebe des Rüsselcöloms erfüllt ist.

Bisweilen entsteht eine doppelte Anlage der Notochorda, d. h. es bilden sich zwei Falten in der Wand des Oesophagus statt einer (Fig. 33, Taf. XVI). Derartige Anomalien haben natürlich absolut kein morphologisches Interesse.

Bisweilen werden jedoch im regenerierten Rüssel von *Ptychodera* auch Anomalien von anderm Charakter beobachtet, welchen ich eine morphologische Bedeutung zuerkenne und welche ich im Sinne von Atavismus deute. Es sind folgende Fälle:

1) Regeneration nicht eines, sondern zweier Nephridialkanäle mit zwei Mündungsporen.

2) Mangel eines ectodermalen Kanals im regenerierten Rüsselnephridium.

3) Bildung zweier Pericardialblasen statt einer.

4) Ausmündung des Hohlraumes der sog. Notochorda nach außen vermittels eines besonderen Porus.

5) Bildung längs der dorsalen Seite des Oesophagus einer Notochorda im Kragen in Gestalt einer Rinne (sog. Supraösophagealnotochord).

Erster Fall. Wie bekannt, ist bei der Mehrzahl der Enteropneusta nur ein Rüsselporus vorhanden — nur der linke Cölomdivertikel des Rüssels kommuniziert mit der Außenwelt durch einen ectodermalen Kanal oder besser Atrium. Der rechte dorsolaterale Cölomsack endigt gewöhnlich blind. So liegen die Verhältnisse bei der Mehrzahl der Enteropneusta. Eine Ausnahme stellen einige Formen (z. B. *Harrimanidae*, *Ptychodera flava* usw.) vor; bei diesen kommunizieren beide dorsolateralen Säcke mit der Außenwelt — diese Formen besitzen zwei Pori. Diese Erscheinung kann mit Recht als die primäre angesehen werden; das Vorhandensein zweier Nephridien ist zweifellos ein palingenetisches Organisationsmerkmal. Die Mehrzahl der Enteropneusta hat offenbar ein Nephridium, und zwar das rechte, verloren.

Diesen Formen gehört unter andern auch *Ptychodera minuta* an.

bei welcher normalerweise bloß ein linker Rüsselporus vorhanden ist. Es werden übrigens Exemplare von *Ptychodera minuta* gefunden, bei denen beide Cölomdivertikel, der rechte wie auch der linke, mit der Außenwelt vermittels zweier symmetrisch angeordneter Pori kommunizieren (SPENGEL). Derartige Fälle sind bisweilen bei *Balanoglossus kowalewskii* beobachtet worden (MORGAN, 92). Es ist unzweifelhaft, daß es sich hier um Atavismus handelt.

Derartige Fälle von Atavismus habe ich nicht selten bei der Regeneration von *Ptychodera minuta* beobachtet. In dem Rüssel werden bei der Regeneration zwei Nephridialtrichter an den blinden Enden der dorsolateralen Säcke angelegt, entsprechend denen im Stiel zwei ectodermale Einstülpungen entstehen. Auf diese Weise gelingt es, zwischen Tieren, bei welchen der Regenerationsprozeß des Rüssels bereits vollkommen geschlossen ist, Exemplare aufzufinden mit zwei symmetrisch angeordneten Nephridialpori.

Wiederholt fand ich auch Exemplare, die einen medianen Porus besaßen; derselbe führte in ein weites ectodermales Atrium, in welches jedoch nicht ein, sondern beide Cölomsäcke einmündeten. Derartige Fälle hat SPENGEL als Anomalie auch bei normalen *Ptychodera minuta* beobachtet.

Wie weiter unten gezeigt werden soll, so machten ein derartiges Evolutionsstadium aller Wahrscheinlichkeit nach die Nephridien auch in der Phylogenese durch.

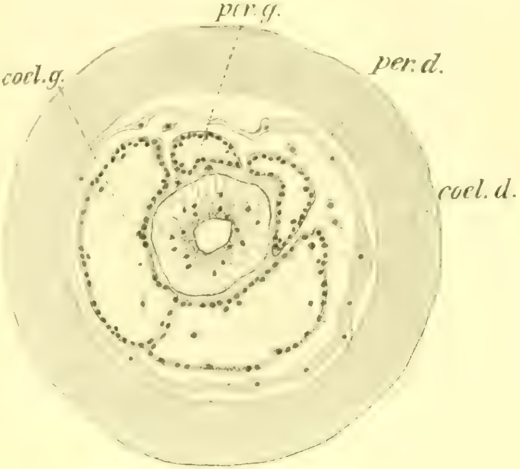
Zweiter Fall. Als eine Erscheinung von Atavismus müssen auch die Fälle einer Bildung ausschließlich mesodermaler Teile der Nephridien bei der Regeneration des Rüssels angesehen werden. Normalerweise mündet, wie bekannt, der dorsolaterale Cölomsack nicht direkt nach außen, sondern in einen speziellen ectodermalen Kanal (Eichelpforte). Bei der Regeneration wird dieser Kanal häufig überhaupt nicht gebildet, und das Cölom mündet unmittelbar nach außen (Fig. 20, Taf. XV) (*Antenephros* nach SCHIMKEWITSCH). Das Auftreten eines Nephridiums bei der Regeneration des Rüssels muß natürlich als Atavismus bezeichnet werden.

Dieselbe Deutung muß auch der Tatsache gegeben werden, daß bei der Regeneration bisweilen typische, gut ausgebildete peritoneale Nephridialtrichter gebildet werden (Textfig. 6), welche, wie bekannt, bei der embryonalen Entwicklung nicht angelegt werden.

Dritter Fall. Auf einen atavistischen Rückschlag führe ich unter andern auch die Regeneration zweier Pericardialbläschen statt eines normalen, welche ich häufig beobachtet habe, zurück (Textfig. 16 *a*).

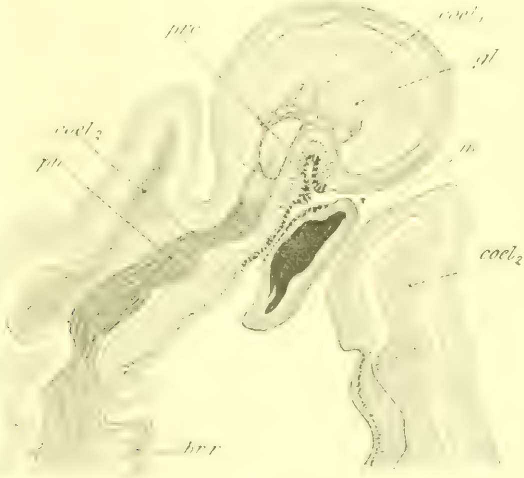
Hinsichtlich der Einzelheiten verweise ich auf meine Mitteilung im Zoolog. Anz. (1907, a).

Vierter Fall. Eine Erscheinung von Atavismus bei der Regeneration stellen die Fälle einer Ausmündung nach außen des distalen Endes der Notochorda bei der Regeneration einiger Exemplare von *Ptychodera*, vermittels einer besonderen Öffnung dar.



Textfig. 16*a*.

Normalerweise endigt, wie bekannt, der präorale Abschnitt des Darmes — die sog. Notochorda — im Rüssel blind. Es kommen jedoch Fälle vor, in denen im regenerierten Rüssel an dem distalen Ende des präoralen Darmes (welcher sich verbreitert und mit seiner ventralen Seite dem Ectoderm dicht anliegt) eine Kommunikation mit der Außenwelt sich ausbildet. An der angegebenen Stelle bildet das Ectoderm des Rüssels eine seichte Vertiefung, welche in enge Berührung mit der



Textfig. 17.

Wand des präoralen Darmes tritt, mit derselben verwächst, worauf an der Verwachsungsstelle ein Porus entsteht. Textfig. 17; Fig. 8, Taf. XIII stellt die Abbildung eines Sagittalschnittes durch einen derartigen anormal regenerierten Rüssel dar. Die Beteiligung der ectodermalen Einstülpung an der Bildung dieses Porus, die Lagerung desselben auf der ventralen Rüsselseite, der histologische Charakter schließlich der sog. Notochorda (Anwesenheit von Drüsen in derselben) zwingt unwillkürlich zur Annahme, daß die beschriebenen Fälle einer Kommunikation des Hohlraumes der Notochorda mit der Außenwelt nur als Erscheinungen von Atavismus gedeutet werden können.

Fünfter Fall. Unzweifelhaft ein Atavismus ist auch die Bildung bei der Regeneration von *Ptychodera* der sog. »supraoesophageal notochord« im Gebiete des Kragens. Wie bekannt, kommt dieses Gebilde, welches das Aussehen einer rinnenförmigen Falte der dorsalen Oesophaguswand in der ganzen Ausdehnung des Kragens, als eine unmittelbare Fortsetzung des präoralen Darmes einigen Arten von Enteropneusta (der Familie Harrimaniidae) zu. Bei *Ptychodera* fehlt dieses Organ normalerweise.

Bei der Regeneration im Gebiete des Kragens kann man fast stets die Bildung dieser Notochorda im Kragen beobachten. Fig. 11, Taf. XIV; Fig. 31, Taf. XVI gibt dieses Organ ausgezeichnet wieder; dasselbe hat das Aussehen einer rinnenförmigen Vertiefung der Darmwand. Es ist interessant, daß auch bei der embryonalen Entwicklung bisweilen dieses Organ bei solchen Enteropneusta auftritt, bei denen es im erwachsenen Zustande nicht beobachtet wird.

Aus dem oben Mitgeteilten ist somit ersichtlich, daß:

1) bei der Regeneration der Enteropneusta die organogenetischen Prozesse auf einem mehr palingenetischen Wege verlaufen;

2) bei der Regeneration Fälle von Atavismus beobachtet werden;

3) pinzipiell zwischen der Regeneration und der Ontogenese kein Unterschied besteht.

Ich will nun versuchen, in Berücksichtigung des Mitgeteilten auf Grund des gesammelten Materials einige Fragen hinsichtlich der Morphologie der Enteropneusta zu beleuchten.

Die morphologische Bedeutung des endgültigen Rüsselcöloms der Enteropneusten und seine Beziehungen zum Pericardium.

Die Cölomhöhlen des vorderen und hinteren Segmentes der Enteropneusta, d. h. des Kragens und des Rumpfes, rufen keine Mißverständnisse hervor — in beiden Segmenten sind typische paarige Cölomhöhlen vorhanden. Anders verhält es sich mit dem Rüsselcölom; wie bekannt ist dasselbe bei sämtlichen bekannten Vertretern der Enteropneusta ein unpaares Gebilde. Diese Tatsache würde an und für sich noch keine besondere Schwierigkeiten bewirken, da die Organisation des Rüssels hinreichende Befunde für die Annahme einer Herkunft dieses unpaaren Cöloms aus einer paarigen Anlage (Vorhandensein eines Mesenteriums auf der ventralen Seite des Rüssels, zwei Nephridien) aufweist. Die Frage wird jedoch kompliziert durch den Umstand, daß im Rüssel neben dem Cölomhohlraum noch ein Nebencölombläschen in Gestalt des Pericardiums, oder wie es Spengel genannt hat, »der Herzblase«, vorhanden ist. Spengel (93) stimmt in der Deutung dieses Gebildes vollkommen mit der Ansicht Bournes überein und hält die Herzblase für ein Rudiment der rechten Hälfte des Rüsselcöloms.

Im Rüssel der Enteropneusta sind somit zwei Cölomgebilde vorhanden, 1) das eigentliche Cölom, das mit der Außenwelt kommuniziert, und 2) ein geschlossenes Säckchen, das Pericardium. Es entsteht nun die Frage, in welchen Beziehungen diese Gebilde zueinander stehen? Nach der Hypothese von Bourne und Spengel muß das Pericardium als eine reduzierte Hälfte (und zwar die rechte) des ursprünglichen paarigen Cöloms angesehen werden. Die Hypothese, welche das Pericard der Enteropneusta als Rudiment des rechten Cöloms aufgefaßt haben will, hat in der letzten Zeit einen Verteidiger in Schepotieff (07), welcher den Knospungsprozeß bei den Pterobranchia untersucht hat, gefunden. Dieser Forscher kam auf Grund seiner Beobachtungen zu demselben Schluß wie Bourne und Spengel. Ohne die Namen dieser Forscher zu nennen, äußert Schepotieff »seine« Ansicht in dieser Frage, wobei er seine Betrachtungen auch auf die Enteropneusta überträgt. Den Prozeß der Bildung des Pericardiums aus der rechten Hälfte des ab origine paarigen Cöloms des Kopfschildes der Knospen der Pterobranchia demonstriert Autor in einer Reihe von Schemata. Leider sind seine Befunde wenig überzeugend.

Augenscheinlich verläuft der Bildungsprozeß des Pericards bei den Pterobranchia viel komplizierter als ihn Schepotieff beschreibt. Nach der Arbeit von Harmer (05) und Andersson (07) zu urteilen, ist der Prozeß sehr verwickelt; jedenfalls verläuft er durchaus nicht so schematisch, wie Schepotieff ihn schildert. Nach den Beobachtungen von Andersson nimmt das Pericardium in der Knospe von *Cephalodiscus* bereits in den frühesten Entwicklungsstadien eine mediane Lagerung im Rüssel ein. Über die Herkunft des Pericards bei der Knospung von *Cephalodiscus* ist Harmer in Gegensatz von Schepotieff der Ansicht, daß das ab origine unpaare Cölom des Kopfschildes sich spaltet und das definitive Cölom sowie das Pericardium entstehen läßt (S. 96).

Die hauptsächlichsten Schlüsse, die der Hypothese von BOURNE-SPENGEL als Stütze dienen konnten, die Beobachtungen von SCHEPOTIEFF hinsichtlich der Bildung des Pericards bei der Knospung der Pterobranchia, sind somit nicht fest begründet.

Zwecks Klarlegung der Morphologie des Pericards der Pterobranchia ist es durchaus erforderlich, den Differenzierungsprozeß desselben während der Embryonalentwicklung zu kennen. Einige Befunde über die Entwicklung von *Cephalodiscus* teilt HARMER (05) und ANDERSSON (07) mit. In der Arbeit von HARMER fehlen Hinweise über die Bildung des Pericards. ANDERSSON gibt eine Reihe wertvoller Beobachtungen hinsichtlich der Bildung der Cölomgebilde des Kopfschildes von Larven und beschreibt unter anderm den Differenzierungsprozeß des Pericards. Nach den Beobachtungen von ANDERSSON an Larven von *Cephalodiscus* bildet sich bei ihnen das Pericard in Zusammenhang mit dem Cölom des Rüssels. Die Zeichnungen des Forschers (Fig. 81, 82, 83 sowie 78) erinnern lebhaft an die Bilder, welche ich in meinen Präparaten beobachtet habe (Bildung des Pericards durch Abschnürung vom rechten Cölomdivertikel im Rüssel von *Ptychodera*). Offenbar verlaufen beide Prozesse — die Bildung des Pericards während der Ontogenie von *Cephalodiscus* einerseits und bei der Regeneration der Enteropneusta anderseits — in vollkommen analoger Weise. Die Figuren ANDERSSONS zeugen jedenfalls in überzeugender Weise zugunsten einer Abschnürung des Pericardialbläschens vom Cölom des Kopfschildes[1]. Wie dem auch sei, wird sogar das Pericardium von *Cephalodiscus* als vollkommen selbständige Bildung angesehen, welche dem ursprünglichen Cölom des Kopfschildes vollkommen gleichkommt, so ist dieses kleinere Cölom nach den Untersuchungen von ANDERSSON bei Pterobranchia zunächst links vom ursprünglichen Cölom gelegen (nicht rechts wie es SCHEPOTIEFF beschreibt).

Bei den Enteropneusta ist umgekehrt in Übereinstimmung mit dieser Hypothese die ursprüngliche Lagerung des Pericards rechts vom Rüsselcölom.

Auf Grund einer kritischen Übersicht der Literaturbefunde und seiner eignen Beobachtungen gelangt somit ANDERSSON zum Schluß, daß das Pericard der Enteropneusta der rechten, dasjenige der Pterobranchia der linken Hälfte des ursprünglichen paarigen Rüsselcöloms entspricht (S. 108—109).

---

[1] ANDERSSON ist übrigens geneigt, anzunehmen, daß das Pericardium nicht nur in Zusammenhang mit dem Cölom, sondern auch mit dem primären Darm steht. Diese Schlußfolgerung illustriert er jedoch durch keine Zeichnung und erwähnt sie nur unter anderm. Nach den Figuren, die ANDERSSON anführt, spricht kein Befund zugunsten einer Kommunikation des Pericardiums mit dem Darm.

Meine Ansicht über die Morphologie des Pericards und des mit ihm verbundenen Rüsselcöloms ist nun folgende: Es unterliegt für mich keinem Zweifel, daß letzteres mit dem Pericard in genetischem Zusammenhang steht. Es fragt sich nur, welcher Art dieser Zusammenhang ist. Vor allem ist es erforderlich, die Frage klarzustellen, ob das Rüsselcölom ab origine ein paariges oder ein unpaares Gebilde sei? Es unterliegt keinem Zweifel, daß die letztere Möglichkeit dem wahren Sachverhalt entspricht. Nun entsteht die Frage, wo das Homologon der verschwundenen Hälfte des Rüsselcöloms der Enteropneusta zu suchen sei? Die Autoren, angefangen von BOURNE und SPENGEL, halten für ein Homologon desselben das Pericard. Ich kann nicht zugeben, daß das Pericard dem Rest einer ursprünglich gleichen Cölomhälfte, welche durch den auf ihre Kosten ausgewachsenen Nachbar verdrängt worden ist, entspricht. Meiner Meinung nach ist die definitive unpaare Cölomhöhle des Rüssels der Enteropneusta das Resultat einer Verschmelzung zweier Hälften, einer rechten und linken; das Pericard jedoch ist ein selbständiges Gebilde, welches somit das dritte Rüsselcölom vorstellt. Den Beweis für die erste Annahme entnehme ich dem Bau selber des Rüssels; uns stehen in der Tat mehrere Befunde zugunsten der Annahme eines paarigen Cöloms im Rüssel zu Gebote:

1) Das Vorhandensein eines ventralen Mesenteriums im Rüssel.

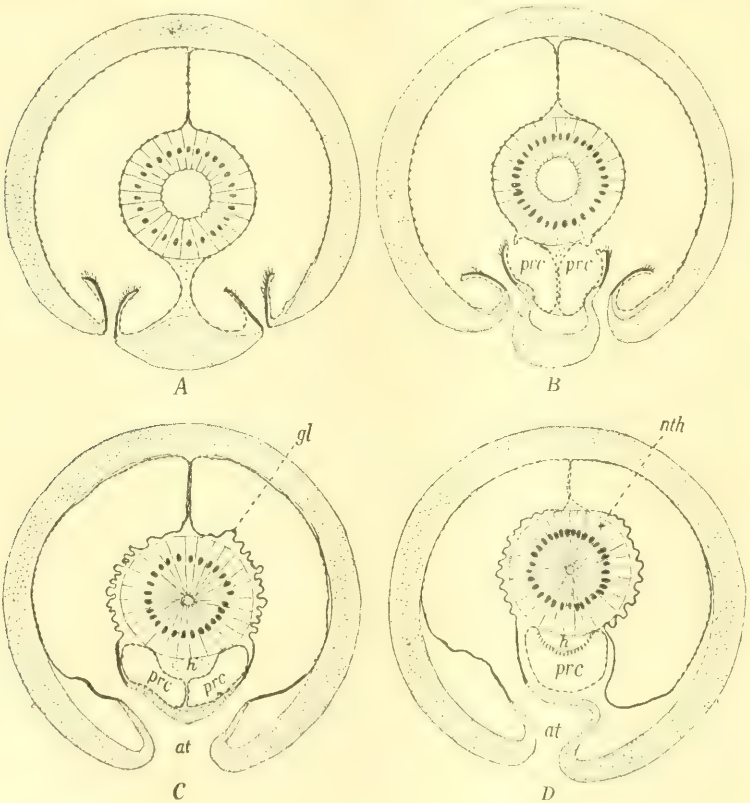
2) Der deutlich paarige Charakter des Cöloms im unteren Abschnitt des Rüssels, wo das definitive Cölom unten zwei symmetrisch angeordnete Säcke (dorsolaterale Säcke) bildet.

3) Fälle eines Vorhandenseins von zwei Nephridien, vermittels derer beide unteren dorsolateralen Cölomsäcke nach außen münden.

4) Die anomalen Fälle einer Bildung zweier Pericardialblasen bei der Regeneration von *Ptychodera minuta*, wobei eine jede derselben selbständig angelegt wird. Diese Fälle halte ich, wie oben erwähnt, für atavistische Erscheinungen.

Der letztere Umstand gibt uns die Lösung der zweiten Frage, stellt das wahre Verhältnis des Pericards zum Rüsselcölom klar. Wenn der Tatsache einer Bildung zweier Pericardien bei der Regeneration des Rüssels die Bedeutung einer atavistischen Erscheinung zukommt, so kann folgendes Bild einer Evolution der Cölomgebilde des Rüssels geschildert werden. In frühen Evolutionsstadien besaßen die

Enteropneusta in ihrem Rüssel zwei Cölome, die zu beiden Seiten des Rüsselteiles des Darmes (Notochorda des Rüssels der jetzt lebenden Enteropneusta) gelagert waren. Von jeder Cölomhälfte schnürte sich am dorsalen Ende ein kleiner Abschnitt ab, der sich in Gestalt eines geschlossenen Säckchens absonderte. Diese neugebildeten Cölomsäcke, welche mit ihren distalen Enden das dorsale Mesenterium des vorderen Segmentes (Rüssels) bilden, gaben dem Pericardium den Ursprung. Wie bei der Annelide der dorsale Blutsinus zwischen den auseinander gewichenen Wandungen der an den Darm grenzenden Cölomsäcke entsteht, so wurde auch bei den Vorfahren der Enteropneusta der Hohlraum des Blutgefäßes von den distalen Enden des rechten und linken Cöloms umfaßt. Der Unterschied besteht nur darin, daß im letzteren Falle die distalen Abschnitte dieser Cölomhöhlen sich beiderseits von dem Cölom als selbständige Säcke abgesondert und zunächst



Textfig. 18.

ein paariges, darauf ein unpaares Pericard gebildet hatten. Der beschriebene Prozeß ist auf dem beigegebenen Schema bildlich dargestellt (Textfig. 18).

Diese Hypothese gibt unter anderm auch eine Erklärung dafür, daß eine derartig geringe Übereinstimmung in der Lagerung des Pericards bei Enteropneusta und Pterobranchia beobachtet wird. ANDERSSON hat auf den Unterschied zwischen ihnen hingewiesen, daß bei den Enteropneusta die ursprüngliche Lage des Pericards auf der rechten Seite vom definitiven Cölom, bei den Pterobranchia im Gegenteil auf der linken war. In Übereinstimmung mit der erwähnten Hypothese von der paarigen Herkunft der Vorfahren beider ist eine Erklärung für dieses Verhalten darin gegeben, daß bei der ferneren Evolution bei den Pterobranchia das rechte Pericardium atrophierte, bei den Enteropneusta im Gegenteil das linke. Es ist übrigens noch eine Möglichkeit vorhanden, daß beide Pericardia in einen unpaaren medianen Sack verschmolzen sind.

Die morphologische Bedeutung des Pericards.

Bereits in meiner vorläufigen Mitteilung wies ich bei Besprechung der Morphologie des Pericards der Enteropneusta auf die Ähnlichkeit dieses Organs mit dem Cardiopericardium der Tunicata hin (DAWYDOFF, 02). Nachdem meine Anmerkung im Zoolog. Anzeiger erschienen war, trat auch RITTER (02) mit derselben Hypothese auf.

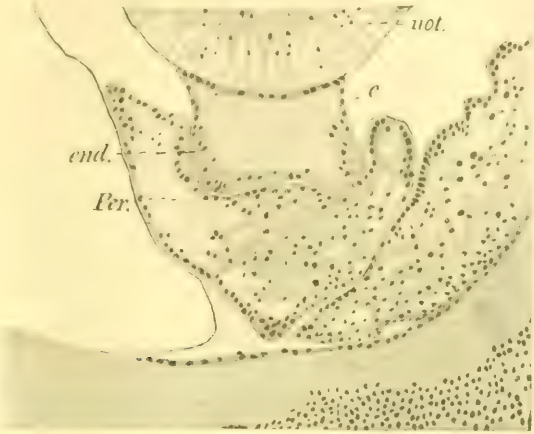
Die Homologie des Cardiopericards der Enteropneusta mit den entsprechenden Gebilden bei den Tunicaten ist zweifellos, die Frage ist jedoch nicht dermaßen schematisch, wie sie mir früher erschien, denn der Cardiopericardialapparat der Tunicata zeichnet sich durch große Kompliziertheit aus.

Nach den klassischen Untersuchungen von VAN BENEDEN und JULIN (86) über die Entwicklung von *Clavellina* ist durch eine Reihe von Untersuchungen vieler Forscher klargestellt, daß bei den Ascidien sowie bei den Appendicularien das Pericard in engem Zusammenhang mit dem Pharynx durch eine Reihe von Gebilden, die als Pro- und Epicardium bezeichnet werden, steht. Außerdem entsteht das Pericard hier aus dem Entoderm, während bei sämtlichen übrigen Metazoa dasselbe mesodermaler Natur ist.

Möglicherweise können die zwei procardialen Röhren, welche sich vom Pharynx abschnüren, als zwei, in ihrer Entwicklung verspätete Cölomsäcke, die sich enterocöl bilden, angesehen werden.

Ein Vergleich des Cardiopericardiums der Enteropneusta mit dem analogen Gebilde bei Appendicularien, welchen ich früher für möglich hielt, ist jedoch nicht durchführbar, infolge des komplizierten Baues dieses Apparates, wie bei den meisten Ascidien. Wenn dem Bildungsmodus des Pericards bei *Ptychodera*, nach welchem letzteres sich von den distalen Enden der Perihämalröhren (S. 255, Fig. 8) abschnürt, eine gewisse morphologische Bedeutung zuerkannt wird, so könnten diese Perihämalröhren allenfalls noch, wenn auch mit großen Schwierigkeiten, dem Pericard der Tunicata gleichgestellt werden, welches sich dann nicht unmittelbar aus dem Darmkanal, sondern aus der Wand des dritten Cölomsegmentes bilden würde (Dawydoff, 07, a). Ein derartiger Vergleich des Cardiopericardialapparates der Tunicata mit demjenigen der Enteropneusta wäre jedoch, wie gesagt, mit großen Schwierigkeiten verknüpft, wenn unter den Ascidien nicht Beispiele eines einfach gebauten Pericards vorhanden wären. Einen derartigen Fall stellt *Ciona intestinalis* dar. Der Cardiopericardialapparat dieser Form ist äußerst ausführlich von Selys Longchamps (1900) und Willey (94) studiert worden. Derselbe besteht aus zwei Pericardbläschen, die medial zu beiden Seiten des »sillon retropharyngien« angeordnet sind. Im Verlauf der Entwicklung nähern sich diese Bläschen einander und gehen auf die rechte Seite der Larve über. Im Mesenterium tritt ein Hohlraum auf — der Herzsinus, worauf beide Pericardbläschen in eines verschmelzen. Bei *Ciona intestinalis* entwickeln sich somit die Pericardia ohne Vermittlung von Procardien. *Ciona* gibt daher die Möglichkeit, die Cardiopericardialgebilde der Enteropneusta und Tunicata zu vergleichen. Wenn außerdem die Hypothese einer paarigen Entstehung des Pericards der Enteropneusta angenommen wird, so kann eine vollkommene Parallele zwischen dem Cardiopericard dieser und dem Herzen der Wirbeltiere durchgeführt werden. Besonders scharf tritt diese Ähnlichkeit beim Vergleich der Enteropneusta mit den Anamniern hervor, bei denen, wie bekannt, das Herz auf primitivere Weise gebildet wird als bei den Amnioten, bei welchen die großen Dottermengen den Prozeß modifizieren.

Das Vorhandensein eines Endocards im Herzen der Wirbeltiere stellt ein Unterscheidungsmerkmal derselben dar. Lang (02) spricht diesem Merkmal eine besonders große Bedeutung zu; mir scheint es jedoch, daß auch bei den Enteropneusta ein Homologon eines Endocardiums gefunden werden kann. Bisweilen ist die Herzlacune bei *Ptychodera* von einer scharf ausgeprägten Zellschicht (*end*) ausgekleidet, die in einigen Fällen eine echte, dichte Wand bildet (Textfig. 18, *a*). Derartige Bilder habe ich mehrfach gesehen. Es ist durchaus nicht unwahrscheinlich, daß hier in diesem Gebilde ein Homologon des Endocards im Herzen der Wirbeltiere vorliegt, wodurch die Bestimmung LANGS (02) an Präzision einbüßt. Bei den Pterobranchia sind auf der Innenfläche des Herzens desgleichen Reste eines Zellendothels vorhanden. Darüber werden einige Angaben in der Arbeit von SCHEPOTIEFF über *Cephalodiscus* (07) gefunden; dieser Forscher schreibt unter anderm: »In dem Hohlraum des Herzens, der Sinuse oder der Gefäße werden nur sehr selten besondere innere Zellen beobachtet« (S. 130). Diese Zellen bilden augenscheinlich zuweilen eine vollkommene innere Auskleidung des Blutsinus. Auf einer Figur von SCHEPOTIEFF (05) ist ein Endothel abgebildet, welches den ventralen Sinus auskleidet (Taf. I, Fig. 3).



Textfig. 18*a*.

Zur Frage über die Chorda der Enteropneusta.

Wenn überhaupt bei den Enteropneusta ein Homologon der Chorda der Wirbeltiere vorhanden ist, so muß natürlich, wie es auch RITTER getan hat, vor allem die Rinne berücksichtigt werden, welche bei einigen Vertretern der Gruppe sich längs dem Oesophagus im Bereich des ganzen Kragens erstreckt (supraoesophageal Notochord). Diese Rinne ist der abgesonderte obere Teil der oberen Wand des Oesophagus und erinnert lebhaft an die frühen Stadien der Chordaanlage bei den Wirbeltieren.

Es ist möglich, daß die Vorfahren der recenten Enteropneusta, bei denen der jetzt blinde präorale Abschnitt des Darmes (»Notochord des Rüssels, Stomochord) als Oesophagus fungierte, eine gut ausgebildete Notochorda im Kragen hatten. Nachdem jedoch der Mund nach hinten gerückt ist (siehe unten), d. h. nachdem der ursprüngliche Oesophagus zu einem blinden Anhang des Darmes umgestaltet ist, welcher die Funktion einer Chorda auf sich nimmt — wird die Notochorda im Kragen reduziert. Als Homologon der Chorda der Wirbeltiere kann ich somit nur die Notochorda des Kragens anerkennen. Die morphologische Bedeutung des blinden präoralen Anhanges des Darmes, welcher seit Bateson als eine echte Chorda angesehen wird, ist meiner Ansicht nach eine ganz andre[1]. Bereits 1902 habe ich die Vermutung ausgesprochen, daß die sog. Notochorda des Rüssels der Enteropneusta ein echter präoraler Abschnitt des Darmes ist, der einstmals als Oesophagus funktioniert hat. Den Grund für diese Annahme gaben einige oben angeführte Beobachtungen über die Regeneration dieses Organs ab, und zwar mehrfach angetroffene Fälle von anormalen Exemplaren von *Ptychodera*, bei denen die sog. Notochorda des regenerierten Rüssels an dem distalen Ende vermittels einer unbedeutenden ectodermalen Einstülpung nach außen mündet. Derartigen Fällen spreche ich eine atavistische Bedeutung zu und nehme an, daß einstmals der Mund der Vorfahren der recenten Enteropneusta viel höher gelegen war, als bei den jetzt lebenden Vertretern, und zwar auf der ventralen Seite des Rüssels, d. h. im ersten Metamer. Nach dieser Hypothese funktionierte das Organ, welches als Notochorda des Rüssels (oder Stomochord nach der Terminologie von Willey) bezeichnet wird, früher als Oesophagus. Zugunsten der von mir ausgesprochenen Ansicht spricht indirekt die Art der Differenzierung der sog. Notochorda der Pterobranchia nach den Beobachtungen von Schepotieff. Der jüngste Forscher der Morphologie der Pterobranchia, und zwar von *Cephalodiscus*, Andersson, nimmt meine Hypothese an[2]. Einer gleichen Ansicht ist auch Schimkewitsch (08). Der Unterschied in der Ansicht dieses Forschers und meiner besteht darin, daß nach Schimkewitsch der Mund nach hinten gerückt ist, während ich der Meinung bin, daß der jetzige Mund eine Neubildung ist.

Morphologie der Rüsselkanäle (Eichelpforten).

Bereits vor längerer Zeit hat auf Grund rein aprioristischer Annahmen Schimkewitsch (89) die Rüsselporen der Enteropneusta mit den Metanephridien der Anneliden verglichen. Zur Feststellung dieser Homologie war es zunächst notwendig, den Beweis zu liefern, daß der Rüsselporus der Enteropneusta ein ab origine paariges Gebilde sei. Seit den oben angeführten Untersuchungen von SCHIMKEWITSCH war eine Reihe von Formen nachgewiesen worden, bei denen im Rüssel normalerweise zwei vollkommen symmetrisch angeordnete Poren vorhanden sind.

---

[1] Dem von Willey (1899) als »pygochord« bezeichneten Organ kann ich keine morphologische Bedeutung zusprechen.

[2] Nachdem Andersson meine Ansicht zitiert hat, schreibt er: »Möge ich doch auf die Möglichkeit hinweisen, daß der Mund bei den Vorfahren der Enteropneusten der Hemichordaten weiter nach vorn, in der Nähe des vorderen Endes der Stomachorda gelegen, und daß die Stomachorda ursprünglich als der vordere Teil des Pharynx fungiert hat« (S. 109).

Es unterliegt keinem Zweifel, daß der bei der Mehrzahl der recenten Enteropneusta vorhandene unpaare Porus eine sekundäre Erscheinung ist, ebenso wie bei den Echinodermenlarven die unpaare Hydrocölanlage mit ihrem einzigen Steinkanal eine sekundäre Erscheinung ist. So lautet die herrschende Ansicht. Nur SPENGEL (93) ist der entgegengesetzten Ansicht. Er schreibt, daß »das Vorhandensein einer Pforte eine ältere Phase in der Phylogenie sei« und fügt dem bei »kann ich die ontogenetisch zuerst auftreffende Pforte als die primäre, die andre als die sekundäre bezeichnen« (S. 471).

Es haben jedoch die Befunde der Embryonalentwicklung die aprioristischen Annahmen einer Homologie zwischen Rüsselporen und Nephridien nicht bestätigt.

Die Beobachtungen von BATESON und SPENGEL sprechen für eine ectodermale Herkunft der Eichelpforten. Nach den Untersuchungen dieser Autoren verhält es sich bei der Ontogenie dermaßen, daß der blinde ectodermale Kanal (welcher sich durch Invagination oder Delamination bildet) ins Cölom durchbricht.

Der Regenerationsprozeß ergibt bestimmte Hinweise auf die Morphologie und Evolution dieser Organe bei *Ptychodera minuta*. Im Falle einer Anlage bei der Regeneration der Nephridien zweier Peritonealtrichter und zweier ectodermaler Einstülpungen ist die Anlage mit dem Prozesse der Bildung der Metanephridien bei den Anneliden eine vollkommene. Die regenerative Organogenese läßt hier palingenetische Entwicklungsmerkmale erkennen.

Die regenerative Organogenese weist jedoch auf ein primitiveres Stadium der Evolution der Rüsselporen hin, und zwar meiner Meinung nach in dem Falle, wenn die mesodermalen Nephridialtrichter unmittelbar nach außen münden, d. h. ohne Vermittlung von Ectodermkanälen (*Antenephros*).

Die ectodermalen Nephridialkanäle der Enteropneusta halte ich somit für Neubildungen. In dem ersten Evolutionsstadium dieses Organs bestand derselbe wahrscheinlich nur aus einem Mesodermtrichter, welcher mit den äußeren Hautdecken des Rüssels in Berührung kam und nach außen durchbrach (Textfig. 18, *A*). Die folgende Komplikation dieses Organs bestand darin, daß auf der dorsalen Rüsselseite zwei symmetrisch angeordnete Ectodermeinstülpungen, in welche die Nephridialtrichter ausmündeten, entstanden (Textfig. 18, *B*). Im weiteren wurden beide Ectodermsäckchen in den Boden einer großen Ectodermeinstülpung, welche ein Atrium vorstellte, verschoben (Textfig. 18, *C*). In diesem Stadium mündet somit jeder Peritonealtrichter in einer besonderen Öffnung des ectodermalen Atriums, die Verbindung dieses mit der Außenwelt erfolgt jedoch nur vermittels einer medianen Öffnung — dem Porus. Es ist ohne weiteres klar, daß dieser Porus morphologisch durchaus nicht der Ausführungsöffnung des Nephridiums entspricht. Der Nephridialporus ist in diesem Stadium im Boden des Atriums. Textfig. 18, *D* gibt die weiteren Veränderungen wieder, welche der Nephridialapparat erleidet, bevor er den Zustand erreicht, welchen er zurzeit bei der Mehrzahl der Enteropneusta darbietet. Auf dem Stadium *D* hat eine Verbindung der rechten Cölomhälfte mit dem Atrium bereits aufgehört; erstere erscheint nun als ein Blindsack. — Die ectodermale Einstülpung des Atriums, in welches sich in dem vorhergehenden Stadium das rechte Cölom eröffnet, wird allmählich ausgeglichen. Die Mündung des Atriums selber liegt noch fast median. Mit der allmählichen Ausgleichung der rechten Atriumhälfte rückt auch der Atriumporus nach links und kommt schließlich in der Mehrzahl der Fälle vollkommen auf die linke Seite des Rüssels zu liegen. Auf diesem Evolutionsstadium werden auch die meisten recenten Enteropneusta angetroffen. Vorher noch sind dieselben des excretorischen Charakters des Epithels des Nephridialtrichters verlustig gegangen — der Verlust eines abgesonderten, excretorischen Trichters wird wahrscheinlich durch das Auftreten einer Neubildung — des Glomerulus (*gl*) — bedingt, welcher die secretorische Funktion übernahm (Willey, 1899, S. 306).

Aus dem Mitgeteilten ist es klar, daß bei den recenten, bisher bekannten Vertretern der Enteropneusta die Rüsselporen ein Organ darstellen, welches seine Funktion geändert hat und unzweifelhaft den Metanephridien der Anneliden homolog ist. Derselbe besteht nur aus mesodermalen Teilen. Das, was als ectodermaler Nephridialkanal angesehen wird (der typischste Teil der Eichelpforte), ist ein vom Nephridium unabhängiges Gebilde; dasselbe ist das ectodermale Atrium, in welches die Nephridien münden. Sämtliche oben angeführten mutmaßlichen phylogenetischen Entwicklungsstadien des Nephridialapparates der Enteropneusta können ausgezeichnet bei der Regeneration verfolgt werden. Bisweilen behält auch die ontogenetische Organogenese den palingenetischen Verlauf des Evolutionsprozesses dieses Organs bei. Zwischen erwachsenen *Ptychodera minuta* werden bisweilen Exemplare angetroffen, welche auf dem Stadium *B* oder *C* stehen geblieben sind (der Nephridialapparat normaler Individuen dieser Form ist durch einen linken Porus — Stadium *D* — charakterisiert).

Zur Frage über die Morphologie des Dorsalnerven des Kragens.

Das Nervenrohr des Kragens der Enteropneusta — sein histologischer Bau, seine Lagerung auf der dorsalen Seite des Tieres, stellt eines der Hauptargumente dar zugunsten der Theorie einer Zugehörigkeit der Enteropneusta zum Typus der Chordata. Nur SPENGEL ist gegen diese Deutung, welche die Mehrzahl der Forscher dem Kragennerven gibt, indem sie ihn als Centralnervensystem der Enteropneusta ansieht, aufgetreten. SPENGEL mißt dem Umstande, daß das angegebene Organ in der Mehrzahl der Fälle ein röhrenförmiges Gebilde, welches durch Invagination entstanden ist, darstellt, keine Bedeutung zu. Das hauptsächlichste Gegenargument SPENGELS besteht darin, daß nach seinen Beobachtungen lange vor der Bildung des Nervenrohres des Kragens der Kragennerv bereits vollkommen differenziert ist, wobei er ein kontinuierliches Ganzes mit dem dorsalen Nervenstrang des Rumpfes darstellt. Die Versenkung des Abschnittes des Kragennerven unter die Haut und die Bildung eines Rohres ist somit nach der Ansicht von SPENGEL eine sekundäre Erscheinung, der keine morphologische Bedeutung zukommt.

Meine Beobachtungen stimmen vollkommen mit den Beobachtungen von SPENGEL überein: auch bei der Regeneration wird lange vor dem Invaginationsprozeß auf der dorsalen Seite des neuen Kragens ein Nervenstrang gebildet, welcher sich histologisch durchaus nicht von der Nervenanschwellung im Rumpfgebiet unterscheidet. In den weiteren Stadien erfolgt eine Versenkung des Abschnittes des Nerven im Kragen unter die Haut mit den angrenzenden Abschnitten derselben (welche keine Differenzierungsmerkmale aufweist). Auf diese Weise stellt bloß der untere Teil des gebildeten Nervenrohres einen differenzierten Nerven dar, die übrigen angrenzenden Teile des Nervenrohres sind typische Abschnitte der Hautschicht, welcher bisweilen seinen histologischen Habitus eines normalen Ectoderms beibehält (Fig. 31, Taf. XVI).

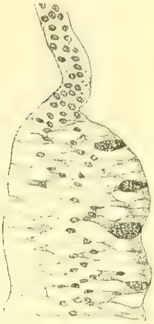
Regenerationsverfahren.

Regeneration im eigentlichen Sinne und Morphollaxis.

Zum Schluß will ich noch mit wenigen Worten eine äußerst wichtige Frage hinsichtlich der Bahnen der Regeneration berühren.

Der Regenerationsprozeß der Enteropneusta verläuft auf verschiedene Weise.

Zunächst wird der typische Fall beobachtet — die Regeneration im eigentlichen Sinne, d. h. die Bildung einer Regenerationsknospe, in deren Bestand eine Reihe undifferenzierter Anlagen, Gewebsderivate und Organe alter Körperabschnitte eingehen. Die neugebildeten Zellmassen ergeben auf dem Wege einer allmählichen Differenzierung im Endresultat Organe, wie sie für den normalen Organismus charakteristisch sind, in ihrer normalen Lagerung. Bei einem derartigen Regenerationsmodus kann das Regenerat auch durch Auswachsen der Gewebe und Organe der nachgebliebenen Körperteile gebildet werden (Anastase nach der Terminologie von SCHULTZ); sämtliche Organe stellen in diesem Regenerat jedenfalls Komplexe neugebildeter Zellen dar. Ein derartiger Regenerationsmodus ist besonders für metamer gebaute Organismen, z. B. Anneliden, charakteristisch.


Textfig. 19.

Der Prozeß einer Neubildung von Zellelementen durch Auswachsen alter differenzierter Gewebe wird bei der Regeneration von *Ptychodera* in ausgedehntem Maße beobachtet. Sogar ein derartig spezialisiertes Epithel, wie das Epithel des Oesophagus gibt nach der Durchschneidung am distalen Ende neue Elemente von vollkommen anderm Charakter im Vergleich mit den alten Zellen (Textfig. 19).

Bei der Regeneration erfolgt bisweilen ein Prozeß, der einige Ähnlichkeit mit dem Prozeß des Abwerfens der oberen Hautschichten bei einigen Tieren hat, indem unter dem alten, degenerierenden, ectodermalen Epithel sich ein neues, junges bildet, welches allmählich, indem es sich an mehreren Stellen bildet, den ganzen Körper des Tieres auskleidet, worauf das degenerierte Epithel abgestreift wird. In derartigen Fällen bildet sich das neue Epithel durch Auswachsen der Zellen derjenigen Abschnitte des alten Epithels, welche nicht degenerieren. Ein derartiges Epithel ist z. B. dasjenige, welches an den dorsalen Nervenstamm des Rumpfes angrenzt. Bisweilen wird ein interessantes Bild beobachtet: das ganze Ectoderm ist infolge der Regeneration bis zur Unkenntlichkeit verändert; dasselbe ist gequollen, ein Teil desselben ist in Schleimklumpen umgewandelt. Eine derartige Degeneration wird nur im Gebiete des Dorsalnerven nicht beobachtet — im Gegenteil, ich habe die Beobachtung machen können, daß zu dieser

Zeit die Seitenabschnitte der Nervenzellenanhäufung durch Auswachsen ein neues Ectoderm liefern, welches unter dem alten auswächst und dasselbe ersetzt. Dieses weist unter anderm auf die äußerst geringe histologische Differenzierung des Nerven bei den Enteropneusta hin.

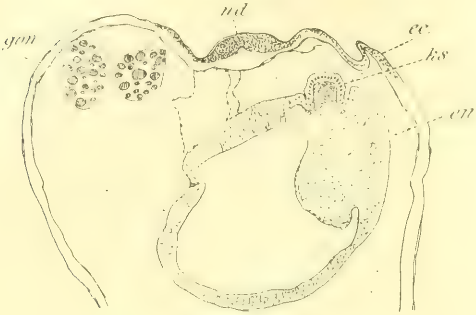
Ich will hier noch darauf aufmerksam machen, daß bei dem Auswachsen der Gewebe während der Regeneration fast nie Caryokinese beobachtet wird.

Ich gehe nun auf den Regenerationsmodus über, welchen MORGAN Morphollaxis, ROUX Regeneration durch Umlagerung und Umdifferenzierung benannt hat. Hier handelt es sich nicht um eine Neubildung, sondern alte Körperabschnitte werden durch komplizierte Umlagerungen und Umdifferenzierungen in neue Teile umgeformt, und zwar diejenigen, welche der Organismus regenerieren mußte. Ich will hier nicht weiter auf die theoretische Seite der Frage eingehen, sondern nur kurz das Tatsachenmaterial berücksichtigen, welches mir vorläufig zu Gebote steht.

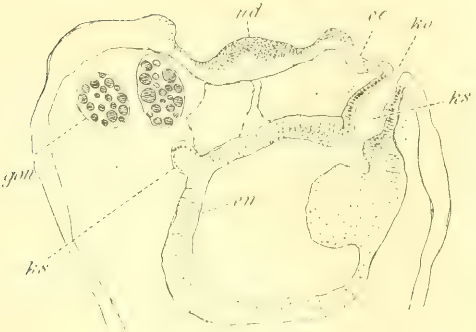
Morphollaxis bei der Regeneration der Enteropneusten.

Bei der Regeneration der Enteropneusten haben wir es mit zwei Typen regulatorischer Erscheinungen vom angegebenen Charakter zu tun: 1) Umdifferenzierung eines ganzen Körperabschnittes, z. B. des ganzen vorderen Endes des Stumpfes in den Rüssel und Kragen, und 2) Umdifferenzierungsprozeß bloß eines Teiles bestimmter Organe und Gewebe, wobei die umgebenden Teile nicht in Mitleidenschaft gezogen werden.

Ich beginne die Betrachtung mit dem letzteren, einfacheren Fall. Es ist weiter oben beschrieben worden, wie der Regenerationsprozeß des Vorderdarmes mit der Notochorda und den Kiemensäcken bei einer Amputation im Rumpfgebiet (S. 260) erfolgt. Hierbei werden keine neuen Zellen, keine neuen Elemente gebildet, sondern der ganze vordere alte Teil des Darmes wird allmählich in ein neues Epithel umdifferenziert, und zwar in dasjenige Epithel, welches im neugebildeten Kragen und Rumpfe sein muß. Dieser Prozeß ist bereits an einem Schema und an einer Reihe von Zeichnungen (Fig. 1; 5; 13—17; 19) demonstriert worden. In analoger Weise werden bei *Ptychodera* auch, wie ich es bereits oben beschrieben habe, das Rüsselcölom, bisweilen auch die Kiemenspalten gebildet. Auf die Regeneration der letzteren will ich noch mit wenigen Worten eingehen. Bei einer Durchschneidung des Tieres um einiges über den Lebersäcken wird der Rüssel und der Kragen (Fig. 3, 4, Taf. XIII) neu gebildet. Der vordere Rumpfteil, d. h. der Kiemenabschnitt, wird nicht regeneriert, sondern der unmittelbar der Lebergegend anliegende Darmabschnitt wird in den Kiemenapparat umdifferenziert. Der Prozeß verläuft dermaßen, daß das entsprechende Epithel an den Stellen der zukünftigen Kiemensäcke sich umdifferenziert, wobei eine vacuolisierte Wand entsteht, die durch zwei symmetrische Ausbuchtungen nach außen mündet. Es entstehen dadurch zwei Reihen von Kiemensäcken, welche vermittels kleiner ectodermaler (Textfig. 20, 21) Pori im dorsalen Rumpfabschnitt nach außen münden. In diesen Fällen handelt es sich um eine Modifikation der sog. Darmpori, welche zuerst von Schimkewitsch (89) bei *Saccoglossus mereschkowskii* Wagn. entdeckt und darauf von Spengel (»Darmpforten«) bei einer Reihe von Formen (*Schizocardium brasiliense*, *Balanoglossus kowalewskii*, *Glandiceps talaboti*, *Gl. hacksi*), sowie von Willey (99) bei *Spengelia* aufgefunden wurden. Es ist interessant, daß bei *Ptychodera minuta* diese Darmpori normalerweise fehlen. Ihr Auftreten während der Regeneration als einzige Vertreter typischer Kiemen ist die beste Bestätigung für die Ansicht von Schimkewitsch, welcher die Darmpforten für die primitivste Form der Kiemenspalten hält.



Textfig. 20.



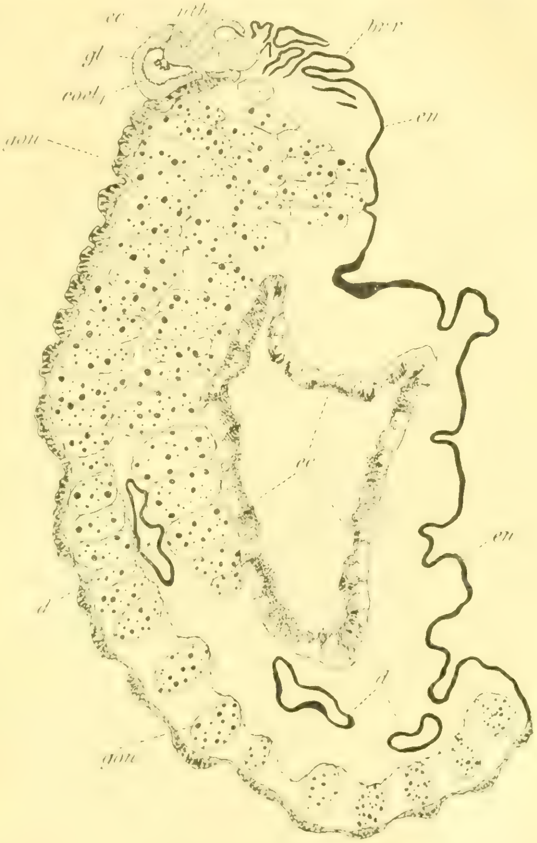
Textfig. 21.

Äußerst wertvoll sind die Beobachtungen von Spengel (84, 93) über die Bildung von Kiemensäcken bei jungen *Glandiceps hacksi*. Bei diesem Tiere (sowie bei einigen andern Entropneusta) wird die Bildung neuer Kiemenspalten hinter den bereits gebildeten im Verlaufe fast des ganzen Lebens beobachtet.

In dem von Spengel beschriebenen Falle entstehten die neuen Kiemen unmittelbar hinter den bereits differenzierten, d. h. der Prozeß ist in dem Kiemengebiet lokalisiert. In dem von mir beobachteten Falle bildet der Darm neue Ausstülpungen fast im Niveau des Leberabschnittes. Dieser Umstand weist darauf hin, daß beim erwachsenen Tiere die Wand des Darmes in dessen ganzer Ausdehnung Kiemenöffnungen entstehen lassen kann, wenn die Notwendigkeit dazu vorliegt. Bei einer Amputation mit nachfolgender Regeneration erhält die Darmwand einen Reiz zur Bildung der Kiemensäckchen an den Stellen, an denen sie gewöhnlich nicht gebildet werden.

2) Im Falle, wenn der ganze vordere Rumpfabschnitt von *Ptychodera* sich bei der Regeneration durch eine Umdifferenzierung in Kragen und Rüssel umwandelt, haben wir es mit einem typischen Beispiel von Morphollaxis im Sinne von MORGAN zu tun.

Fig. 22, Taf. XV; Textfig. 22 stellen Sagittalschnitte durch ganze Tiere vor, welche an zwei Stellen, im hinteren Teil des Kiemengebietes und im mittleren Gebiet der Gonaden durchschnitten waren. Infolge von Unregelmäßigkeiten, bedingt durch äußere Umstände, ist ein Teil des Stückes degeneriert (Textfig. 22), ein andrer Teil hat sich nach außen umgestülpt. Eine Regeneration im eigentlichen Sinne, d. h. eine Neubildung von Organen und Geweben, ist weder am vorderen, noch am hinteren Ende des Stückes erfolgt, nichtsdestoweniger ist am vorderen Ende desselben ein Rüssel entstanden. Es genügt ein aufmerksamer Blick auf das Präparat, um das Wesen des stattgefundenen

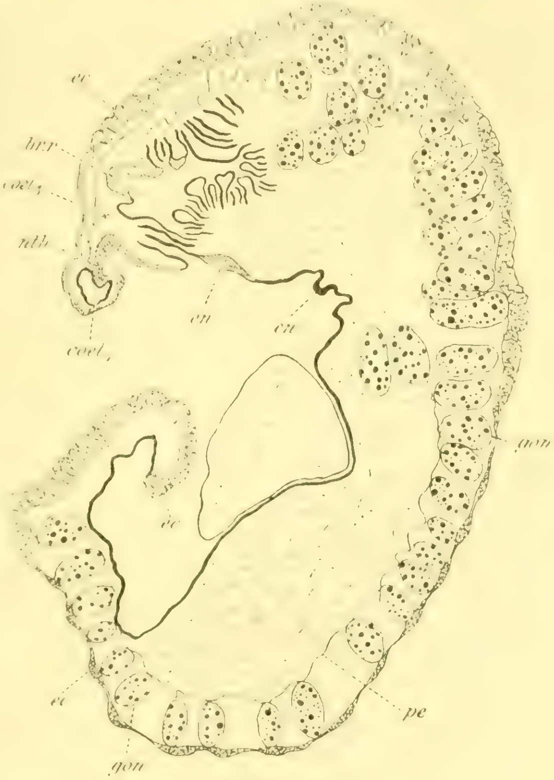


Textfig. 22.

Prozesses zu erfassen. Das vordere Ende des Stumpfes hat sich total in einen Rüssel umdifferenziert. Dieses Ende weist jetzt sämtliche Merkmale des typischen Rüssels auf — es besitzt bereits eine ectodermale Nephridialanlage, ein abgesondertes Cölom, einen Glomerulus, eine Notochorda, und trotzdem weist dieser Rüssel Merkmale auf, die darauf hindeuten, daß er nur einen abgesonderten und umdifferenzierten alten Teil des Stumpfes darstellt. Er besitzt z. B. Reste noch von Kiemensäcken (unterhalb der Notochorda); in dem der Notochorda anliegenden Teil sind sogar Gonaden (Fig. 22, Taf. XV) zu erkennen, die in den vorderen Abschnitt infolge eines unregelmäßigen Wachstums und einer Umlagerung von Geweben bei den primären regulativen Prozessen gelangt sind. Diese Exemplare weisen klar auf die Bahnen hin, die zur Bildung eines neuen Rüssels im Stumpf geführt haben. — Es sind das die Bahnen der Morphollaxis. Im vorderen Ende des Stumpfes fand keine Neubildung von Zellen und Geweben statt; der Prozeß bestand nur darin, daß das Ende selber sich in toto in einen Rüssel umgewandelt hat. Äußerlich sind am Stumpf keine Veränderungen vor sich gegangen — bei der Untersuchung des Objektes in toto weist nichts auf das Vorhandensein eines Rüssels hin. Innerlich finden wir unzweifelhafte Merkmale einer Morphollaxis. Das Ectoderm des vorderen Stumpfendes ist in einiger Entfernung vom distalen Ende nach innen gestülpt und hat eine typische Eichelpforte in Gestalt eines charakteristischen, einschichtigen epithelialen Kanals gebildet. Ein Teil des Cölenchyms hat sich zu einem besonderen Gebilde, dem Rüsselcölom, abgesondert; ein Teil des ectodermalen Epithels ist in ein charakteristisches Oesophagusepithel umdifferenziert und, indem es die Notochorda gebildet hat, nach innen eingestülpt. Kurz, in dem vorderen Abschnitte des Stumpfes hat eine Umdifferenzierung stattgefunden, während äußerlich keine Spuren derselben sichtbar sind.

Von Interesse ist der zweite Fall. Das Tier war über den Kiemenspalten — in der Mitte des Kragens — im vorderen Teil und im Gebiete der Gonaden im hinteren Teil amputiert, darauf auf der Bauchseite längs durchschnitten worden. Der mediane Teil der ventralen Seite des Stumpfes war degeneriert; der Stumpf hatte sich beinahe in eine ausgebreitete Platte umgewandelt. Der Darm dieses Tieres war zu einer einfachen entodermalen Rinne geworden, die auf der Bauchseite weit geöffnet war (derselbe Prozeß, begleitet von einer äußerst stark ausgesprochenen Degeneration, ist auf Textfig. 23 abgebildet). Ungeachtet der ungünstigen Bedingungen verliefen die regulativen

Prozesse äußerst energisch und waren ausschließlich auf ein Ziel, die Regeneration des Rüssels, gerichtet. Äußerlich ist bei einer oberflächlichen Untersuchung in toto im Stumpf keine Spur einer Rüsselbildung zu erkennen. Auf Schnitten erweist es sich jedoch, daß in der Tat eine Neubildung des Rüssels nicht erfolgt ist, derselbe ist äußerlich auch nicht abgesondert, der ganze vordere Teil des Stumpfes ist jedoch in einen Rüssel umgewandelt. Fig. 27, Taf. XVI, welche einen Sagittalschnitt durch das beschriebene Exemplar darstellt, gibt uns eine Bestätigung für das Gesagte. Der vordere Teil ist vollkommen in einen, wenn auch mißgebildeten Rüssel mit Notochorda, Eichelpforte, Pericard, einer sehr großen Skeletplatte usw. umgewandelt. Ein vollkommen analoger Prozeß erfolgt offenbar bisweilen bei der Regeneration des vorderen Endes bei einigen Anneliden. Nach den Beobachtungen von P. Iwanoff (1908) bilden sich bei *Spirographis* die Segmente des sog. postthoracalen Teiles nicht durch Regeneration, sondern durch allmähliche Umwandlung der sechs vorderen Abdominalsegmente des Stumpfes in thoracale.



Textfig. 23.

Die Prozesse, welche bei einer derartigen Umdifferenzierung oder Morphollaxis vor sich gehen, sind äußerst kompliziert und erfordern spezielle Untersuchungen, welche eine Reihe von Fragen, die mit diesem auffallenden Prozeß verbunden sind, klarstellen und die Gründe ausfindig machen müssen, die im Organismus die komplizierten Erscheinungen einer Umdifferenzierung der Zellen, so daß im Endresultat eine zweckentsprechende Umgruppierung der Teile erfolgt, hervorrufen. Hierin sehe ich die Hauptaufgabe des Studiums der Regenerationsprozesse. Eine Erforschung dieser Gründe kann nur auf Grund von Tatsachen erfolgen. Das Tatsachenmaterial, welches bisher in dieser Richtung gesammelt worden ist, ist vorläufig unzureichend. Wir haben zurzeit noch keine detaillierten histogenetischen Untersuchungen in dieser Frage; derartige Untersuchungen werden unzweifelhaft dazu beitragen, in dieses dunkle, äußerst interessante Gebiet Klarheit zu bringen.

St. Petersburg, im Februar 1909.

Literaturverzeichnis.

A. Agassiz, 1873. The history of Balanoglossus and Tornaria. Mem. Americ. of Arts and Sciences. Vol. IX.

Andersson, 1907. Die Pterobranchier der Schwedischen Südpolarexpedition (1901—1903). Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolarexpedition. Bd. V. Stockholm.

W. Bateson, 1884. The early stages in the development of Balanoglossus (sp. inc.). Quart. Journ. Micr. Sc. (N. S.) Vol. XXIV.

— 1885. The latter stages in the development of Balanoglossus kowalewskii (Agassiz) and on the affinities of the Enteropneusta. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXV, Suppl.

— 1886. Continued account of the later stages in the development of Balanoglossus kowalewskii, and on the morphology of the Enteropneusta. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXV.

— 1886. The Ancestry of the Chordata. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXVI.

G. Bourne, 1889. On a Tornaria found in British seas. Journ. Mar. Biol. Assoc.(2) Vol. I.

Caullery et Mesnil, 1904. Contribution à l'étude des Entéropneustes. Protobalanus (n. g.) Koehleri (Caullery et Mesnil). Zool. Jahrb. Abt. Morph. u. System. Bd. XX.

J. Cori, 1890. Untersuchungen über die Anatomie und Histologie d. Gattung Phoronis. Diese Zeitschr. Bd. LI.

C. Dawydoff, 1901. Beiträge zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. LXIX.

— 1902. Über die Regeneration der Eichel bei den Enteropneusten. Zool. Anzeiger Bd. XXV.

— 1907. a. Sur la morphologie des formations cardio-pericardiques des Entéropneustes. Ibid. Bd. XXXI.

— 1907. b. Sur le développement du néphridium de la trompe chez les Entéropneustes. Ibid. Bd. XXXI.

— 1908. Beobachtungen über die Regeneration bei den Enteropneusten. (Russisch!) Mém. Acad. Sciences St. Pétersbourg. Vol. XXII.

Y. Delage et E. Hérouard, 1898. Traité de Zoologie concrète. Vol. VIII. Procordés.

H. Driesch, 1901. Die organischen Regulationen. Leipzig.

A. Giard, 1897. Sur les régénérations hypotypiques. Compt. Rend. de Soc. Biol. Paris. Vol. II.

Al. Goette, 1875. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea. Arch. Micr. Anat. Bd. XII.

R. Harmer, 1905. The Pterobranchia of the Siboga Expedition. Siboga Expeditie. Vol. XXVI, bis.

P. Iwanoff, 1903. Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus variegatus Gr. Diese Zeitschr. Bd. LXXV.

— 1905. Die Regeneration bei Spirographis Spallanzani (russisch). Arbeiten der Kais. Naturforsch. Gesellsch. in St. Petersburg. Bd. XXXVII, Lief. 1. Diese Zeitschr. 1908. Bd. XCI.

R. Koehler, 1886. Contribution à l'étude des Entéropneustes. Recherches anatomiques sur le Balanoglossus sarniensis (nov. sp.). Intern. Monatssch. Anat. Hist. Bd. III.

A. Kowalewsky, 1886. Anatomie des Balanoglossus Delle Chiaje. Mém. Acad. Imp. des Sciences, St. Pétersbourg (7). T. X. No. 3.

A. Lang, 1892. Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. Bd. XXXVIII.

A. Mastermann, 1898. On the further Anatomy and the Budding Processes of Cephalodiscus dodecalophus M'Int. Pr. Roy. Soc. Edinb. Vol. XXXIX.

E. McBride, 1894. W. A. Review of Prof. Spengel's Monograph on Balanoglossus. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. XXXVI.

A. F. Marion, 1886. Études zoologiques sur deux espèces d'Entéropneustes (Balanoglossus Hacksi et Balanoglossus Talaboti). Arch. Zool. Expérim. et générale (2). T. IV.

E. Metschnikoff, 1870. Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seetiere. 1. Über Tornaria. Diese Zeitschr. Bd. XX.

T. H. Morgan, 1891. The Anatomy and Transformation of Tornaria. A preliminary Note. John Hopk. Univ. Circ. Vol. X.

— 1892. The growth and metamorphosis of Tornaria. Journ. Morph. Boston. Vol. V.

— 1894. The development of Balanoglossus. Journ. Morph. Boston. Vol. IX.

— 1899. Regeneration in Bipalium. Arch f. Entwick.-Mech. Bd. IX.

— 1901. Regeneration. Columbia University Biol. Ser. VII.

Morgan (und Moszkowski), 1907. Regeneration. Leipzig.

Fr. Müller, 1880—81. Haeckels biogenetisches Grundgesetz bei der Neubildung verlorener Glieder. Kosmos. Bd. VIII.

W. Ritter, 1884. On a new Balanoglossus Larva from the coast of California and its Possession of an Endostyle. Zool. Anzeiger. 17. Jahrg.

— 1900. Papers from the Harriman Alaska Expedition. 2. Harrimania maculata, a new genus and species of Enteropneusta from Alaska with special regard to the character ofs it notochord. Proc. Washington Acad. Sc. Vol. II.

— 1902. The Structure and Significance of the Heart of the Enteropneusta. Zool. Anzeiger. Bd. XXVI.

W. Salensky, 1876. Über die Metamorphose des Echiurus. Morph. Jahrb. Bd. II.

— 1903. Études anatomiques sur les Appendiculaires. Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. Vol. XIII. No. 7.

— 1904. Études anatomiques sur les Appendiculaires. Ibid. Vol. XV. No. 1.

— 1905. Morphogenetische Studien an Würmern. I. Über den Bau der Echiurus-Larve. Mém. Acad. Imp. Sciences St. Pétersbourg. Vol. XVI, No. 11. VIII. Sér.

— 1907. Morphogenetische Studien an Würmern. IV. Schlußbetrachtungen zur Theorie des Mesoderms. Ibid. Vol. XIX. No. 11.

— 1908. Über die Metamorphose des Echiurus. Bull. Acad. Sc. de St. Pétersbourg. VI. Sér. No. 3 und 4.

A. Schepotieff, 1905. Zur Organisation von Cephalodiscus. Bergens Museum Aarbog.

— 1907. Pterobranchia. Die Organisation von Rhabdopleura normanni All. und Cephalodiscus dodecalophus McInt. St. Pétersbourg. (Russisch.) Zool. Jahrbuch. Bd. XXIII—XXV.

E. A. Schultz, 1905. Beobachtungen über die Regeneration bei Würmern. Arbeiten der St. Petersburger Naturfoscher-Gesellschaft. Bd. XXXIV, Lief. 4. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII.

— 1905. Über atavistische Regeneration bei Flußkrebsen. Arch. Entwick.-Mechan. Bd. XX.

M. Selys-Longchamps, 1900. Développement du cœur, du péricarde et des épicardes chez Ciona intestinalis. Arch. Biol. T. XVII.

— 1907. Le genre Phoronis. Flora und Fauna des Golfes von Neapel.

J. W. Spengel, 1884. Zur Anatomie des Balanoglossus. Vorläuf. Mitt. Mitt. a. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. V.

— 1893. Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Flora und Fauna d. Golfes von Neapel. T. XVIII.

W. M. Schimkewitsch, 1889. Beobachtungen über die Fauna des weißen Meeres. Balanoglossus mereschkowskii Wagn. Arb. der Kaiserl. Naturf. Gesell. St. Petersburg. Bd. XX, Lief. 2 (russisch).

— 1890. Über die morphologische Bedeutung der Organsysteme der Enteropneusten. Anat. Anz. Jahrg. V, Nr. 1.

— 1893. Sur les rélations génétiques de quelques groupes des Métazoaires. Congr. Int. Zool. Moscou.

— 1905. Kursus der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. St. Petersburg. (Russisch.)

— 1908. Über die Beziehungen zwischen den Bilateralia und Radiata. (Vorl. Mitteil.) Biol. Centralblatt. Bd. XXVIII.

A. Weismann, 1902. Vorträge über Descendenztheorie. Jena.

Weldon, Preliminary Note on a Balanoglossus larva from the Bahamas. Proc. R. Soc. London. Vol. XLII.

A. Willey, 1899. Zoological Results based on material from New-Britain, New Guinea, Loyalty Islands etc. Part III. Enteropneusta from the South Pacific with notes on the West Indian Species. Cambridge.

H. Ziegler, 1898. Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

A, Rüssel;
An, Anus;
at, Atrium des Nephridiums;
br, *br.r*, Kiemenregion;
clh, *clhm*, Cölenchym;
coel, Rüsselcölom;
coel$_2$, Kragencölom;
coel$_3$, Rumpfcölom;
d, Darm;
dg, dorsales Blutgefäß;
dn, dorsaler Nerv des Kragens;
ec, Ectoderm;
en, Darm;
g, Gonaden;
gl, Glomerulus;
gon, Gonaden;
h, Herz;
hp, Leberregion;
ko, Kiemenöffnung;
ks, Kiemensack;
lg, laterales Blutgefäß;
m, Mund;
mb, Basalmembran;
mscl, *mscl.eg*, degenerierende Muskelfasern;
n, Verdickung des Ectoderms auf der dorsalen Seite des Rüssels;
nd, *ndk*, Kragenmark;
np, Neuroporus;
nph, *nphr*, mesodermaler Trichter des Nephridiums;
nth, Notochord (Darmdivertikel);
oes.nth, ösophageales Notochord;
p, Rüsselporus;
pe, Peritoneum;
ph, Perihämalkanal;
prc, Cardiopericard;
sk, *sn*, Skelet.

Tafel XIII.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch einen Stumpf von *Ptychodera minuta* mit einem vollkommen regenerierten Rüssel. Das Tier war über der Leberregion (*hp*) im Gebiete der Gonaden amputiert. Von einem Kragen fehlt noch jegliche Spur, während der Rüssel bereits vollkommen differenziert ist. Im hinteren Teil erfolgt keine Regeneration. Zeiss, Obj. 0,35, Oc. 2.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch ein Vorderende von *Ptychodera*. Das Tier war in der Mitte der Kiemenregion amputiert. Leitz, Obj. 2, Oc. I.

Fig. 3. Ein abgeschnittenes Stück von *Ptychodera*. Das Tier war über der Leberregion im hinteren Gebiete der Gonaden, im vorderen Teil und in der Schwanzregion im hinteren Teil amputiert.

Fig. 4. Der vordere Teil desselben Tieres. Dorsalansicht.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch einen Stumpf von *Ptychodera*. Das Tier im vorderen und hinteren Gebiete der Genitalregion durchschnitten. Der Kragen hat sich noch nicht ausgebildet. Zeiss, Obj. 0,35, Oc. 2.

Fig. 6 u. 7. Zwei Sagittalschnitte (dorsale Hälfte) durch ein Vorderende von *Ptychodera*, welches im hinteren Gebiete des Kragens amputiert war. Differenzierung des Rüsselcöloms. Zeiss, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch das vordere Regenerat von *Ptychodera*. Abschnürung des Cardiopericardialbläschens (*prc*) vom distalen Ende des perihämalen Kanals (*ph*). Das Tier ist im vorderen Teil des Kragens durchschnitten. Zeiss, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Tafel XIV.

Fig. 9 u. 10. Zwei Querschnitte durch ein vorderes Regenerat des in Fig. 3 u. 4 (Taf. XIII) dargestellten Exemplares. Andre Schnitte derselben Serie auf Textfig. 20 u. 21 abgebildet. Das Ectoderm ist auf der dorsalen Seite tief eingestülpt (Invagination des Nervenstranges). Leitz, Obj. 2, Oc. 4.

Fig. 11. Querschnitt durch einen regenerierenden Rüssel von *Ptychodera* zur Zeit der Bildung eines Pericardialbläschens (*prc*).

Fig. 12. Sagittalschnitt durch den vorderen Teil von *Ptychodera* mit einem vollkommen regenerierenden Rüssel. Das Tier ist im vorderen Teil des Kragens amputiert. Zeiss, Obj. Apochr. 16, Oc. 4.

Fig. 13 u. 14. Zwei Sagittalschnitte durch den vorderen, regenerierten Teil von *Ptychodera* auf dem Stadium der Bildung des zweiten Kiemensackes, wobei eine Darmfalte (*ks*) bereits in einer Kiemenöffnung nach außen mündet (Fig. 13 *ko*). Bildung der Perihämalkanäle. Das Tier ist im hinteren Teil der Genitalregion abgeschnitten. Zeiss, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch ein vorderes Regenerat von *Ptychodera* (das in Fig. 5, Taf. XIII dargestellte Exemplar; Fig. 15 zeigt einen Teil desselben Schnittes bei starker Vergrößerung). Zeiss, Obj. Apochr. 16, Oc. 4.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch die Anlage des Rüsselskelettes. Zeiss, Obj. Apochr. 3, Oc. 4.

Fig. 17. Frontalschnitt durch das Schwanzende von *Ptychodera* mit einem regenerierenden Rüssel. Im hinteren Teil erfolgt keine Regeneration. *A*, Anlage des Rüssels. Der Darm mündet ohne Beteiligung eines ectodermalen Proctodäums nach außen. Zeiss, Obj. Apochr. 0,35, Oc. 2.

Tafel XV.

Fig. 18. Teil eines Sagittalschnittes durch ein sehr junges vorderes Regenerat von *Ptychodera* auf dem Stadium der Bildung des Rüsselcöloms. Zeiss, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 19. Frontalschnitt durch ein sehr junges vorderes Regenerat von *Ptychodera.* Das Tier ist im Gebiete der Gonaden amputiert. Zeiss, Obj. Apochr. 16, Oc. 4.

Fig. 20. Teil eines Sagittalschnittes durch den regenerierenden Rüssel von *Ptychodera.* Rüsselnephridium ohne Vermittlung eines ectodermalen Ausführungsganges geöffnet. Zeiss, Obj. Apochr 3, Oc. 2.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch ein vorderes Regenerat von *Ptychodera.* Zeiss, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 22. Teil eines Sagittalschnittes durch ein vorderes Regenerat von *Ptychodera.* Das vorderste Ende des Stumpfes hat sich total in einen Rüssel umdifferenziert (Morphollaxis). S. Textfig. 22. Zeiss, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 23 u. 24. Zwei Sagittalschnitte durch ein sehr junges vorderes Regenerat von *Ptychodera* auf dem frühesten Stadium der Bildung des Rüsselcöloms. Zeiss, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 25. Vier Querschnitte durch die Cardiopericardanlage. Zeiss, Obj. Apochr. 3, Oc. 4.

Tafel XVI.

Fig. 26. Querschnitt durch den regenerierten Kragen von *Ptychodera* aus dem frühen Stadium der Bildung des dorsalen Nervenstranges des Kragens. Zeiss, Obj. Apochr. 8, Oc. 4.

Fig. 27. Sagittalschnitt durch ein abgeschnittenes Stück von *Ptychodera* (Umdifferenzierung des vorderen Teiles des Stumpfes in den Rüssel). Zeiss, Obj. 0,35, Oc. 4.

Fig. 28. Sagittalschnitt der Anlage des Notochord und des Rüsselskelettes. Einwanderung cölenchymatöser Elemente in die Falte der Basalmembran (*mb*). Zeiss, Obj. Apochr. 4, Oc. 2.

Fig. 29. Ein abgeschnittenes Stück von *Ptychodera* mit einem vollkommen regenerierenden Rüssel aus dem frühesten Stadium der Differenzierung des Kragens. Im hinteren Teil erfolgt keine Regeneration, sondern es kommen nur allgemeine Prozesse einer primären Regulierung zur Beobachtung. Das Tier ist im Gebiete der Gonaden im hinteren Teil und in der Kiemenregion im vorderen Teil amputiert.

Fig. 30. Der vordere Teil des Schwanzendes von *Ptychodera* zur Zeit der Differenzierung des Rüssels (s. Schema Textfig. 1—d_2).

Fig. 31. Querschnitt durch den regenerierten Kragen von *Ptychodera* aus dem Stadium der Versenkung des Abschnittes des Kragennerven unter die Haut. Zeiss, Obj. Apochr. 8, Oc. 4.

Fig. 32. Der vordere Teil des Stumpfes von *Ptychodera*. Das Tier ist im Gebiete der Gonaden amputiert und hat den Rüssel regeneriert, während der Kragen sich noch nicht ausgebildet hat.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch ein Vorderende von *Ptychodera*. Das Tier ist in der Mitte der Kiemenregion amputiert und hat den Rüssel regeneriert. Bildung des Nephridiums aus zwei deutlich differenzierten Anlagen — Peritonealtrichter (*nphr*) und ectodermaler Porus (*p*). Zeiss, Obj. Apochr. 16, Oc. 2.

Fig. 34. Sagittalschnitt durch ein in der Genitalregion abgeschnittenes Stück von *Ptychodera* zur Zeit der Differenzierung des Rüssels (*A*). Zeiss, Obj. 0,35, Oc. 2.

Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei Gryllotalpa vulgaris Latr.

Von

Prof. Dr. **J. Nusbaum** und Dr. **B. Fuliński.**

(Zoologisches Institut der Universität Lemberg.)

Mit Tafel XVII, XVIII und 11 Figuren im Text.

I. Geschichtliches. Technisches.

Die Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei *Gryllotalpa* wurde schon von mehreren Forschern untersucht.

Am eingehendsten hat dieselbe Prof. Korotneff (8) beschrieben, aber leider hat er diese Frage in seiner umfangreichen Abhandlung über die Embryologie der *Gryllotalpa* nicht ganz aufgeklärt. Nachdem sich, nach Korotneff, die ectodermalen Einstülpungen für Stomo- und Proctodäum gebildet haben und der Dotter in einzelne Pyramiden zerfallen ist, deren jede einen großen Kern enthält, so daß »der Mitteldarm ein Conglomerat von epithelähnlichen Dotterschollen darstellt, zu dem einerseits ein langer Oesophagus und anderseits ein gebogener und kurzer Dünndarm (Proctodäalbildung) führt«, erscheint am Mitteldarm noch »eine eigentümliche Bildung«. »An seinem oberen Teile — sagt weiter Korotneff —, dort, wo der Oesophagus einmündet, sind zwei aus Zellen zusammengesetzte blattförmige Bildungen, eine ventrale und eine dorsale, gewissermaßen wie angeklebt. Wenn wir ihre Entwicklung verfolgen, so ergibt es sich, daß sie mesodermalen Ursprunges sind. Anfänglich bestehen sie aus Zellen, die unregelmäßig angeordnet sind, später aber in Reihen stehen.« Korotneff bemerkt dabei, daß diese Bildungen nicht ganz unabhängig von den lateralen Polstern sind, welche die Muskelwand des Darmes liefern. Über diese Polster berichtet der russische Gelehrte, daß sie sich aus dem »unteren Teil der äußeren Hälfte des Myoblastes entwickeln«. »Dieser Teil legt sich zu beiden Seiten dem Dotter als kleine Polster an. Dieselben stehen an der ventralen Seite in geringer Entfernung voneinander und bestehen anfangs aus regelmäßig palisadenartig angeordneten Zellen.« »Auf dem Querschnitt entsprechen diesen Polstern zwei Leisten, die längs des ganzen Mesenterons lateral verlaufen. Die Polster verwachsen schon sehr früh auf der Ventralseite und verbreiten sich weiter gegen die Dorsalseite«.

Was nun die Bildung des drüsigen Teiles, also des Epithels der Mitteldarmwand, anbelangt, so liegen zunächst, wie erwähnt, den Dotterpyramiden an der Einmündungsstelle des Oesophagus die beiden »blattförmigen Bildungen«, eine ventrale und eine dorsale, direkt an. Die »blattförmigen Bildungen« bilden bald zwei ansehnliche Scheiben, die aber, nach Korotneff, nur provisorisch sind und bei den Larven »spurlos verschwinden«.

Das definitive Epithel des Mesenterons bildet sich nun nach Korotneff auf folgende Weise.

»Der Muscularis .... legen sich Gruppen von embryonalen Zellen an, welche die Dotterschollen oder besser ihre kernlosen Reste ins Innere schieben. Auf der definitiven Ausbildungsstufe sehen wir, daß der Dotter gänzlich verschwunden ist, die Epithelialzellen bilden ein einschichtiges Zellenstratum.«

Nach Korotneff bildet sich das Epithel des Mesenterons in der »postembryonalen Entwicklungsperiode«; das »Entoderm«, d. h. die »Dotterpyramiden« verschwinden und »die drüsig epitheliale Bekleidung entstammt den erwähnten embryonalen Zellen«, die Korotneff als Blutzellen oder, »anders gesagt als Mesodermzellen« erklärt.

» Prinzipiell — sagt weiter Korotneff — bin ich mit Kowalewsky in Übereinstimmung, indem er dem Mesoderm die vollständige und definitive Ausbildung des Mitteldarmes zuschreibt.« Uns scheint es aber, daß die Korotneffschen Beobachtungen eben prinzipiell den Kowalewskyschen vollständig widersprechen, denn Kowalewsky (11) betrachtet das untere Blatt (Ptychoblast Grabers) als »Entomesoderm«, d. h. als primitives Entoderm, welches sich in das sekundäre Entoderm und Mesoderm differenziert, wobei das erstere als zwei uhrglasförmige Scheibchen am blinden Ende des Stomodäums und des Proctodäums erscheinen und gegeneinander wachsen; er hat aber nicht behauptet, daß die Dotterschollen das Entoderm repräsentieren, und daß das Mitteldarmepithel den mesodermalen Elementen seinen Ursprung verdanke.

Alle oben dargestellten Beobachtungen Korotneffs erwiesen sich aber überhaupt als vollkommen unbegründet und unrichtig, denn nachdem dieser Verfasser die neueren Untersuchungen Heymons' (4) kennen gelernt hat, erklärte er allein, wozu wir noch zurückkehren werden, daß seine diesbezüglichen früheren Beobachtungen falsch waren.

Im Jahre 1895 erschien die berühmte und schöne Arbeit von R. Heymons »Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung«, in welcher der verdienstvolle Forscher die früheren Beobachtungen von V. Graber (2) bestätigt, daß nämlich bei den Orthopteren das Darmdrüsenblatt als eine direkte Ausbreitung des Stomo- und Proctodäums zu betrachten sei, und daß somit das Epithel des ganzen Darmes dieser Insekten eine rein ectodermale Bildung darstellt.

Heymons stützte sich auf ein reiches vergleichend-embryologisches Material; und zwar dienten ihm als Untersuchungsobjekte folgende Formen: *Forficula*, *Gryllus*, *Gryllotalpa*, *Periplaneta*, *Phyllodromia* und *Ectobia*. Das *Gryllotalpa*-Material hat er aber nur sehr kurz bearbeitet und vorzugsweise nur auf manche besondere Eigentümlichkeiten der Embryologie dieses Insekts im Vergleich zu andern Orthopteren hingewiesen, da das Insekt schon von andrer Seite (Korotneff, V. Graber) untersucht worden ist.

In seiner berühmten Arbeit »Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten« 1890 stellt V. Graber in Fig. 148 einen Medianschnitt durch den *Gryllotalpa*-Embryo dar, in welchem er drei verschiedene Zonen in der Wand des Mitteldarmes vorführt, nämlich eine vordere, eine hintere und eine mittlere. Die beiden ersten Abschnitte setzen sich aus zwei dicken, gegen die Ränder hin sich verflachenden Schichten zusammen, und zwar aus einer inneren hohen Epithelschicht, die sich als wahres Drüsenblatt erweist, und aus einer Faserschicht. Die Mittelzone dagegen zeigt (auch auf Querschnitten) nur eine einzige, und zwar dünne Schicht, die die Fortsetzung der Faserschicht darstellt. Die epithelartige, von Korotneff konstatierte und von uns ebenfalls gesehene Anordnung der riesigen Dotterzellen konnte Graber nicht feststellen.

Aus allen diesen Beobachtungen zieht Graber den Schluß, daß »das Entoderm des Mittelteiles (ähnlich wie bei *Stenobothrus*) durch Ausbreitung der zwei wahrscheinlich vom stomodäalen und proctodäalen Ectoderm sich abzweigenden Endplatten entsteht«. Wir sehen also, daß Graber die Entstehung des Mitteldarmepithels bei *Gryllotalpa* nicht näher untersucht hat; er stützte sich dabei hauptsächlich auf Verhältnisse, die er bei andern Orthopteren zu sehen glaubte.

R. Heymons nimmt bei allen von ihm untersuchten Orthopteren an, daß das Darmdrüsenblatt den lamellenartigen Auswüchsen des nach hinten gerichteten, proximalen Endes des Stomodäums und des nach vorn gerichteten proximalen Endes des Proctodäums seine Entstehung verdankt, und daß es also eine rein ectodermale Bildung darstellt. Am eingehendsten beschrieb er die Verhältnisse bei *Forficula*, bei den Orthopteren fand er aber im allgemeinen ganz ähnliche Vorgänge; die Unterschiede bei einzelnen Species sind nur von ganz untergeordnetem Werte.

Bei *Forficula* ist die säckchenförmige stomodäale Einstülpung zuerst von einer Schicht Mesodermzellen überall bedeckt. Bald nehmen die Mesodermzellen eine abgeflachte Gestalt an und bekleiden dann nur in einer sehr dünnen, nicht mehr lückenlosen Schicht das eingestülpte Ectoderm. Mit der fortschreitenden Vertiefung weitet sich gleichzeitig das proximale Ende des Stomodäums aus, und die dünne Mesodermlage wird durchbrochen, und zwar an dem nach hinten gerichteten Ende des Stomodäums, welches von nun an unmittelbar an den Dotter angrenzt.

Bald erscheint an diesem nach hinten gerichteten Ende des Stomodäums eine Wucherung von Zellen, welche sich nach hinten, sowie nach rechts und links verschieben und besonders hier, also seitlich, wulstförmige Verdickungen veranlassen. Diese Epithelwucherung des Stomodäums bildet nach HEYMONS die einschichtige vordere Epithellamelle, die dem vorderen Abschnitte des Darmdrüsenblattes den Anfang gibt. Eine ganz ähnliche hintere Epithellamelle entspringt dem proximalen, nach vorn gerichteten Ende des Proctodäums, um den hinteren Abschnitt des Darmdrüsenblattes zu bilden. Das ganze Darmdrüsenblatt ist somit nach HEYMONS von rein ectodermalem Ursprunge.

Was speziell die Entwicklungsgeschichte der *Gryllotalpa* anbelangt, so bemerkte HEYMONS, daß dieselbe nicht eingehender behandelt zu werden braucht, »da bereits andre Forscher sich mit diesem Gegenstand beschäftigt haben«. Da aber von diesen letzteren, GRABER nur beiläufig, wie wir gesehen haben, die betreffenden Verhältnisse bei *Gryllotalpa* behandelt und den rein ectodermalen Ursprung des Darmdrüsenblattes bei diesem Insekt nur als wahrscheinlich erklärt, und der andre Forscher, KOROTNEFF, seine früheren eingehenden Untersuchungen als fasch erklärt und sich nur ganz kurz ohne eine nähere tatsächliche Begründung den neueren Ansichten HEYMONS' anschließt, so ist es leicht einzusehen, daß die Frage der Entwicklung des Darmdrüsenblattes bei *Gryllotalpa* zum Teil wenigstens noch offen steht, und das um so mehr, als KOROTNEFF nichts Neues zufügt und nur aus der Durchmusterung seiner schon sehr alten Präparate zum Schlusse gelangt, daß seine früheren Beobachtungen vollständig den Heymonsschen entsprechen.

In seiner kurzen Mitteilung von 1894 behauptet nämlich Korotneff (9) auf Grund seiner alten, die *Gryllotalpa* betreffenden Präparate, daß »die Mitteldarmmasse aus Dotterzellen gebildet ist, die von vier Zellenpolstern (oder wie bei *Pyrrhocoris*, nach Karawaiew, von vier Strängen) allmählich umwachsen werden. Letzterer Prozeß vollzieht sich in der Art, daß die vier Polster zu gleicher Zeit gegeneinander (von oben nach unten) und lateral wachsen; über ihren Ursprung kann gar kein Zweifel existieren: die zwei oberen sind Auswüchse des Stomodäums und die zwei unteren des Proctodäums; damit ist gesagt, daß die Polster einen ectodermalen Ursprung besitzen. Bei der *Gryllotalpa* entsteht also der ganze Darm nur aus dem Ectoderm.«

Es ist interessant, daß Korotneff, trotzdem er sich der Heymonsschen Meinung vollkommen anschließt, zum folgenden, etwas sonderbaren Schlusse gelangt: »Damit ist also der Standpunkt, nach welchem der Mitteldarm seinen Ursprung dem Mesoderm verdankt, nicht nur nicht ausgeschlossen, sondern ganz den Tatsachen entsprechend.« Er gelangt zu diesem Schlusse auf Grund der Beobachtungen von Karawaiew (7), nach welchen bei *Pyrrhocoris* die Anlage des Mitteldarmepithels als zwei selbständige Polster des unteren Blattes oder des »primären Entoderms« entsteht, wie es einer von uns seinerzeit (Nusbaum in der Arbeit über die Embryologie von *Meloe proscarabaeus*, 1891) und gleichzeitig auch Cholodkovsky in der Arbeit über die Entwirklung von *Phyllodromia* das untere Blatt der Insekten benannt haben. Korotneff bezeichnet nun diese zwei Entodermpolster des unteren Blattes, die sehr früh mit dem Stomo- und Proctodäum zusammenwachsen, als »Abschnitte des Mesoderms«, was aber vollkommen unbegründet ist.

Wir können hier die eignen Worte des verdienstvollen russischen Forschers wiederholen: »Im Gebiete der Embryologie — sagt Korotneff — kommt es oft vor, daß die Verschiedenheiten der existierenden Meinungen nicht aus der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen oder der Ungenauigkeit der Beobachtungen entspringen, sondern dem verschiedenen Standpunkte des Autors ihren Ursprung verdanken.«

Aber, fragen wir, ist der Korotneffsche Standpunkt gerechtfertigt, nach welchem das, was ein Produkt der Einstülpung oder eines derselben analogen Prozesses darstellt, was also als inneres Blatt erscheint und was sowohl das Epithel des Mitteldarmes, wie auch die mesodermalen Elemente liefert, als Mesoderm bezeichnet werden soll? Ist nicht derjenige Standpunkt mehr gerechtfertigt und nicht mehr den embryologischen Tatsachen entsprechend, welche wir bei andern Tiergruppen (Crustaceen, Vertebraten, vielen Würmern) beobachten, welchen seinerzeit der geniale Kenner der Embryologie ALEXANDER KOWALEWSKI (11) und später der verdienstvollste Forscher K. HEIDER (3) angenommen haben, und zwar, daß in denjenigen Fällen, in welchen bei Insekten aus dem unteren Blatte die Anlage für das Mitteldarmepithel und für das Mesoderm sich differenzieren, dieses untere Blatt als primäres Entoderm oder Entomesoderm (KOWALEWSKI) bezeichnet werden soll?

Was aber die Dotterzellen anbetrifft, und zwar bei denjenigen Insekten, bei welchen sie sich nicht an der Bildung des Darmes beteiligen, so betrachten wir dieselben als vollkommen den Dotterzellen der Crustaceen entsprechend. Sie funktionieren ebenfalls als Vitellophagen (J. NUSBAUM), und morphologisch stellen sie sehr früh erscheinende embryonale Zellen dar, die den Keimblättern gegenübergestellt werden müssen, ähnlich wie z. B. die großen, zugrunde gehenden Periblastelemente im Dotter der Teleostierembryonen.

Irreleitend ist es auch, das obere Blatt der Insektenembryonen, bevor es noch das ganze untere Blatt entweder durch eine typische Einstülpung (Gastraleinstülpung) oder durch einen analogen Prozeß gebildet hat, als Ectoderm zu bezeichnen.

Wenn wir berücksichtigen, daß während der Ontogenese eine Differenzierung der Anlagen und daß, ausgenommen vielleicht nur die allerfrühesten Stadien, eine erbungleiche Teilung in den somatischen Zellengruppen stattfindet, so müssen wir immer bei der Beurteilung des morphologischen Wertes eines Keimblattes nicht nur die Vergangenheit, sondern auch die Zukunft, d. h. die formative Potenz der Anlagen in Betracht ziehen. Das obere Blatt des Insektenkeimstreifens, welches noch das ganze untere Blatt oder manche Abschnitte desselben zu liefern hat, ist deshalb noch kein Ectoderm, sondern lediglich ein Teil des Blastoderms, und das untere Blatt des Keimstreifens, welches Anlagen für das Mitteldarmepithel und für das eigentliche Mesoderm enthält, muß als primäres Entoderm bezeichnet werden. Es ist dabei ganz gleichgültig, ob das ganze untere Blatt (Entomesoderm A. KOWALEWSKIS) anfangs undifferenziert ist und erst sekundär in der Mitte in das Mesoderm und an den zwei Enden in das sekundäre Entoderm zerfällt, wie es KOWALEWSKI und HEIDER angenommen haben, oder ob die mittlere Partie des unteren Blattes sich primär unabhängig von den distalen Anlagen desselben differenziert, d. h. beide Abschnitte des unteren Blattes vom ersten Augenblick an topographisch getrennt erscheinen, wie es NOACK (12) für die Musciden, KARAWAIEW (7) für *Pyrrhocoris*, CARRIÈRE und BÜRGER (1) für *Chalicodoma muraria* und NUSBAUM und FULIŃSKI (13) für *Phyllodromia* angenommen haben. Das Wichtigste ist für uns, daß in keiner der zuletzt erwähnten Arbeiten der ectodermale Ursprung des Mitteldarmepithels angenommen, und daß das Zusammenwachsen der Mitteldarmepithelanlagen mit dem Stomo- und Proctodäum lediglich als ein sekundärer Prozeß betrachtet wird.

Unsre Beobachtungen an *Gryllotalpa* führen uns ebenfalls zum Schlusse, daß auch hier der sehr innige Zusammenhang des sekundären Entoderms, d. h. der erwähnten vorderen und hinteren blattförmigen Bildungen mit den gegeneinander, d. h. proximal zugekehrten Enden des Stomo- und Proctodäums nicht primärer, sondern sekundärer Natur ist, und daß namentlich Teile des unteren Blattes, d. h. des primären Entoderms, sehr frühzeitig mit dem Stomo- und Proctodäum eng zusammenwachsen und somit in etwas späteren Stadien Bilder bedingen, welche zur irrtümlichen Annahme eines rein ectodermalen Ursprunges dieser Anlagen führen können.

Unsre Beobachtungen, die wir unten näher darstellen werden, stehen also im schroffen Gegensatz zu denjenigen von KOROTNEFF, GRABER und HEYMONS. Die Frage ist also sehr strittig, aber von prinzipieller Bedeutung, da der ectodermale Ursprung des Darmdrüsenblattes bei den pterygoten Insekten, nach HEYMONS, die Keimblätterlehre erschüttern soll!

Bei Untersuchungen, welche eine solche höchst strittige Frage betreffen, handelt es sich gewöhnlich um einige besonders kritische Entwicklungsstadien; wenn solche Stadien nicht näher untersucht oder ganz übersehen werden, so gelangt man schon sehr leicht zu falschen Schlüssen. Um den Leser von der Richtigkeit unsrer Beobachtungen zu überzeugen, haben wir beschlossen, keine Abbildungen zu geben, da dieselben in embryologischen Arbeiten immer etwas schematisch ausfallen müssen; wir haben deshalb nur photographische Aufnahmen unsrer mikroskopischen Präparate angefertigt, und dieselben sind auf den Tafeln genau reproduziert worden. Der Leser kann sich also auf Grund dieser Aufnahmen überzeugen, daß die betreffenden Verhältnisse und Bilder nicht so einfach sind, wie sie HEYMONS in seiner Arbeit dargestellt hat. Wer unsre photographischen Aufnahmen, die also absolut den natürlichen Verhältnissen entsprechen, näher betrachtet, muß zum Schlusse gelangen, daß das HEYMONSsche Schema, nach welchem die ganze Darmdrüsenblattanlage rein ectodermal ist, keineswegs den wirklichen Verhältnissen entspricht.

Was das technische Verfahren anbelangt, so haben wir die Eier im Gemisch von Sublimat und 3%$_0$ Acidum nitricum al pari oder im heißen Sublimat fixiert; die erste Fixierungsflüssigkeit erwies sich viel vorteilhafter. Zur Färbung dienten uns: Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN mit Orangenachfärbung, oder DELAFIELDsches Hämatoxylin und Eosin. Um die Lage des Keimstreifens im Ei klar zu machen, haben wir folgendes Verfahren gebraucht, welches sich als höchst zweckmäßig erwiesen hat und welches wir allen denjenigen, die über die Lage des Keimstreifens bei den Arthropoden sich zu orientieren wünschen, am wärmsten empfehlen. Die Methode gebrauchten auch einige andre Herren (Dr. HIRSCHLER) in unserm zoologischen Institut ebenfalls mit bestem Erfolge. Man färbt die in Alkohol konservierten Eier (Fixierung oben erwähnt) in etwa 0,5%$_0$iger Lösung des Thionins (GRÜBLER) in Wasser während 24 Stunden; die stark gefärbten Eier differenziert man dann in 95%$_0$igem Alkohol während 24 Stunden oder während einiger Tage, bis der Dotter vollkommen ungefärbt und der Keimstreif blau tingiert erscheint. In frühen Entwicklungsstadien konnten wir auch die schönen, großen, amöbenförmigen Elemente des Blastoderms mit dieser Methode sehr klar sehen. Die Methode ist auch deshalb sehr gut, weil man durch Einlegen der Eier in einen schwach angesäuerten Alkohol dieselben genügend entfärben und dann nach dem Einbetten in Paraffin die Schnitte nachträglich z. B. mit Eisenhämatoxylin färben kann. Man kann sich also an einem und demselben Ei sehr gut über die Lage und Gestalt des Keimstreifens orientieren und später dasselbe in Schnitte zerlegen.

II. Bildung des unteren Blattes.

Veränderungen in der Lage des Keimstreifens.

Bevor wir zum eigentlichen Thema unsrer Untersuchung übergehen, müssen wir zunächst mit einigen Worten die Bildung des Keimstreifens und die Lageveränderung desselben besprechen, Verhältnisse, die übrigens von unsern Vorgängern, besonders von KOROTNEFF und HEYMONS im allgemeinen richtig beschrieben worden sind.

Nach KOROTNEFF wandern die vom Keimbläschen und dem dasselbe umgebenden Plasma stammenden ersten Zellen des Embryos an die Oberfläche des Eies, wo sie große, amöbenförmige, mit Pseudopodien versehene Zellen bilden, was Heymons bestätigt und was auch wir auf den mit Thionin in toto gefärbten und in Alkohol differenzierten Eiern sehr schön gesehen haben, indem die stark blau tingierten großen Zellen auf dem ganz ungefärbten Dotter selbst unter einer Lupe sehr distinkt hervortreten.

Sowohl Korotneff, wie auch Heymons stimmen dann überein, indem sie behaupten, daß das Blastoderm zuerst nur auf der Ventralseite des Eies erscheint, was auch wir bestätigen können. Erst später, infolge der Vermehrung der ventralen Zellen, bedeckt das Blastoderm die ganze Eioberfläche. Nach den beiden oben erwähnten Autoren kriechen alle Zellen, d. h. alle Blastomeren, an die Eioberfläche; es bleiben keine Blastomeren im Dotter übrig, und die später erscheinenden Dotterzellen, welche Korotneff als Entoderm bezeichnet, entstehen aus einzelnen Blastodermzellen, die sich nachträglich von der oberflächlichen Schicht loslösen, wachsen und sich in dem Dotter vertiefen. Wir können auch diese Beobachtung bestätigen, wir müssen aber hinzufügen, daß an einigen Präparaten, wo wir ununterbrochene Schnittserien zur Verfügung hatten, zu beobachten war, daß einige große, amöbenförmige Blastomeren im Dotter in der nächsten Umgebung des Blastoderms, und zwar gewöhnlich näher der Ventralseite des Eies, liegen bleiben.

Wir gelangen also zum Schlusse, daß gewöhnlich alle Blastomeren centrifugal wandern, bis sie die Oberfläche des Eies erreichen, und erst sekundär wandern manche Blastodermzellen wieder centripetal, um sich in Dotterzellen umzuwandeln; manchmal aber gelangen einige centrifugal kriechende Blastomeren nicht an die Eioberfläche, um sich dann primär in die Dotterzellen umzuwandeln. Den Grund dafür, warum bei der *Gryllotalpa* gewöhnlich alle Zellen an die Oberfläche des Eies wandern, in der Mehrzahl der Fälle dagegen, wie es bekanntlich Bobretzky zuerst bei den Lepidopteren nachgewiesen hat, bei den Insekten ein Teil der Blastomeren immer im Dotter zurückbleibt, um die Dotterzellen zu bilden, sehen wir darin, daß bei *Gryllotalpa* ein plasmatisches, oberflächliches Keimhautblastem, das so vielen andern Insekteneiern eigentümlich ist, gar nicht vorhanden ist. Die Blastomeren müssen also zuerst fast alle an die Oberfläche gelangen, um hier hinreichendes Plasmamaterial zur Bildung des Blastoderms zu liefern.

Nachdem das Blastoderm schon das ganze Ei bedeckt hat, erscheinen an demselben folgende Differenzierungen. Beiderseits der Mittellinie des künftigen Keimstreifens lassen sich an der Bauchseite zwei etwas verdickte Blastodermstreifen unterscheiden, die eine dünne Mittelplatte beiderseits begrenzen. Nach hinten vereinigen sich diese ventrolateralen Blastodermstreifen und bilden eine unpaare Verdickung, welche den hinteren Eipol umgibt und in die Dorsalfläche des Eies übergeht, wonach dieser unpaare Streifen in der Richtung gegen den vorderen Eipol wächst. Diese Verhältnisse haben richtig KOROTNEFF und HEYMONS beschrieben und wir stimmen also diesen beiden Autoren vollkommen bei. Von den beiden ventrolateralen Streifen und von dem engeren, unpaaren, dorsalen trennen sich hier und da einzelne Zellen ab und wandern in den Dotter, wo sie als sog. Paracyten (HEYMONS) zugrunde gehen, wobei ihre Kerne noch früher einem Zerfall unterliegen.

In den verdickten ventrolateralen Blastodermstreifen, wie auch dem unpaaren dorsalen erfolgt nun bald eine sehr reichliche Bildung von Zellen des unteren Blattes; aber gleicherweise erfolgt auch in der dünneren Mittelplatte, welche aus einer Zellenschicht besteht, eine Abtrennung einzelner Zellen des unteren Blattes, obwohl in viel geringerem Maße als in den seitlichen Anlagen, was schon HEYMONS richtig zu beobachten scheint, indem er sich äußert: »Die Mesodermbildung findet besonders in den Seitenteilen statt.«

Die Bildung der Zellen des unteren Blattes erfolgt auf mitotischem Wege; manche Zellen des Blastoderms scheinen sich aber infolge einer »Einkeilung« von demselben abzutrennen und tiefer zu wandern, wobei eine solche Einkeilung besonders, wenn nicht ausschließlich, in der Mittelplatte stattzufinden scheint. Die Bildung der Zellen des unteren Blattes erfolgt in der Mittelplatte etwas später als in den Seitenteilen.

Fig. 1 stellt eine photographische Aufnahme eines Querschnittes durch den linken Seitenstreifen und durch die Mittelplatte des Blastoderms dar; die rechte Hälfte ist infolge einer sehr großen Breite des Präparates nicht aufgenommen worden. Unter der Blastodermschicht des Seitenstreifens sehen wir eine ansehnliche Anhäufung von Zellen des unteren Blattes, die teils schon ganz frei, teils noch mit Blastoderm in Verbindung liegen; die mittlere Partie ist viel dünner, und man sieht hier zwei sich einkeilende Zellen des Blastoderms; die rechte Verdickung zeigt in dem betreffenden Präparate die gleichen Verhältnisse wie die linke.

Da nach hinten und dorsalwärts beide Lateralstreifen zusammenfließen, so erfolgt hier von Anfang an eine einheitliche Bildung des unteren Blattes gleichmäßig an der ganzen Fläche des unpaaren Streifens, dessen Breite viel geringer ist, als diejenige beider Seitenstreifen samt der dünnen Mittelplatte des Blastoderms der Ventralseite des Embryo.

Wir halten diese ganze Gegend des Blastoderms, nämlich: an der Ventralseite die Mittelplatte samt den Seitenstreifen und an der Dorsalseite den schmäleren unpaaren Streifen für ein Homologon der Gastrulaeinstülpung bei denjenigen Insekten, bei welchen eine wahre Invagination zustande kommt, z. B. bei vielen Coleopteren oder Lepidopteren, da in allen Fällen in den homologen Gegenden des Blastoderms die Bildung des unteren Blattes, d. h. des primären Entoderms stattfindet. Diese Homologie fällt um so mehr ins Auge, weil auch bei den letztgenannten Insekten gewöhnlich eine Mittelplatte und zwei seitliche Streifen am Blastoderm hervortreten; bei *Chalicodoma* bilden diese seitlichen Streifen zwei über die mehr passiv sich verhaltende breite Mittelplatte gegeneinander bis zum Zusammenfließen wachsende Falten (CARRIÈRE und BÜRGER).

In der Mittelplatte soll nach KOROTNEFF eine Art Primitivrinne, d. h. eine kleine, mediane, rinnenartige Vertiefung entstehen, welche aber nach HEYMONS »nur überaus schwach angedeutet und lediglich in der vorderen Partie des Keimstreifens zeitweilig erkennbar ist«. Es wird dieselbe, nach HEYMONS, auf rein mechanische Weise dadurch hervorgerufen, daß die verdickten Seitenteile während der lebhaften, in ihnen stattfindenden Entwicklungsprozesse sich etwas stärker nach außen hervorwölben. Die angebliche »Primitivrinne« ist daher, nach HEYMONS, nicht als eine wahre Einstülpung aufzufassen. Wir können in dieser Hinsicht vollkommen den Beobachtungen HEYMONS' beipflichten. Die Ursache dieser Erscheinung sehen wir darin, daß in der Medianplatte, wie erwähnt, die Abtrennung der Elemente des unteren Blattes etwas verzögert ist und die sich früher und energischer anhäufenden Zellen des Unterblattes in den Seitenstreifen eine Hervorwölbung des Blastoderms in diesen Gegenden bedingen, während die Mittelplatte eine gewisse Zeit noch sehr innig dem Dotter anliegt, wodurch an Querschnitten hier eine gewisse Vertiefung hervortritt.

Nach unsern Beobachtungen, welche in dieser Hinsicht im schroffen Gegensatze zu denjenigen HEYMONS, sind, entsteht aus dem unteren Blatte nicht nur das Mesoderm, sondern auch die Anlage des Mitteldarmepithels, also das sekundäre Entoderm, und zwar als eine vordere, d. h. stomodäale und hintere, d. h. proctodäale Anlage desselben.

An zwei Stellen des Keimstreifens, welche direkt hinter der künftigen Stomodäaleinstülpung und direkt vor der künftigen Proctodäaleinstülpung liegen, kommt es zu viel energischerer Bildung der Elemente des unteren Blattes, als in dem mittleren Teile des Keimstreifens. Und zwar differenziert sich hier ein größerer Zellhaufen, welcher, wie in dem mittleren Teile des Keimstreifens, an zwei paarigen, seitlichen Stellen und in der Medianlinie entsteht; während aber in der Mitte die Anhäufung etwas länger im Zusammenhange mit dem Blastoderm bleibt, lösen sich die seitlichen, größeren Zellenanhäufungen, die mit dem medianen Teile übrigens innigst zusammenhängen, etwas früher vom Blastoderm ab. Erst nach der Differenzierung dieser Anhäufung erfolgt die Einstülpung des Stomo- und Proctodäums, welche aber mit den Anlagen zusammengeklebt bleiben und bald innigst mit denselben verwachsen. Das untere Blatt oder das primäre Entoderm differenziert sich also in das secundäre Entoderm oder die Mitteldarmepithelanlage und in das Mesoderm, welche alle eine ganz kontinuierliche Bildung darstellen, obwohl sie topogrophisch abgegrenzt sind.

Bevor wir aber zur näheren Betrachtung dieser Anlagen übergehen, müssen wir zuerst die Blastokinese im Ei der *Gryllotalpa* mit einigen Worten besprechen, obgleich unsre Vorgänger, Korotneff und besonders Heymons, dieselbe im allgemeinen richtig beschrieben haben. Wir können aber noch manche neue, nicht uninteressante Einzelheiten hinzufügen, die besonders die Lage des Stomodäums und des Subösophagealorgans betreffen und welche unsre Vorgänger nicht bemerkt haben.

Wir können folgende sechs typische Stadien in der Lageveränderung des immer superfiziell liegenden Keimstreifens in den ovoiden *Gryllotalpa*-Eiern unterscheiden, welche aber durch viele Übergangsstadien miteinander verbunden sind. Wir illustrieren dieselben mit folgenden rein schematischen Abbildungen:

1) Erstes Stadium. Die erste Anlage des Keimstreifens erscheint zuerst an der Bauchseite und krümmt sich am hinteren Pole desselben an die Dorsalseite des Eies um; sie nimmt zuerst nur den hintersten Abschnitt der Dorsalseite desselben ein. Wie wir oben gesehen haben, besteht in diesem Stadium die Anlage des Keimstreifens ventral aus zwei lateralen Verdickungen und aus einer dünneren Mittelplatte; an der Dorsalseite ist die Anlage viel schmäler und einheitlich. Das ist noch kein eigentlicher Keimstreifen, sondern nur die erste Anlage desselben (Textfig. 1).

2) Zweites Stadium. Der Keimstreifen ist schon ausgebildet und zieht sich längs der ganzen ventralen und der ganzen dorsalen Seite des Eies in der Gegend der Medianlinie (Textfig. 2). Nur der vordere Eipol bleibt unbedeckt von dem Keimstreifen. Dieses Stadium scheint Heymons nicht beobachtet zu haben, da das früheste Stadium, welches er abgebildet hat, sich von dem hier beschriebenen darin unterscheidet,

daß ein viel größerer Abschnitt des vorderen Eipoles unbedeckt bleibt. In diesem Stadium erscheint das Stomodäum und eine Verdickung des unteren Blattes direkt hinter demselben, wie auch eine Verdickung des unteren Blattes am Hinterende; wir haben auch die Genitalzellen in diesem Stadium beobachtet, und zwar am hintersten Ende des Embryo. In Textfig. 2 ist schon das Stomodäum (*St*) und der Subösophagealkörper (*S.o*), welcher aber ein wenig später hervortritt, schematisch abgebildet.

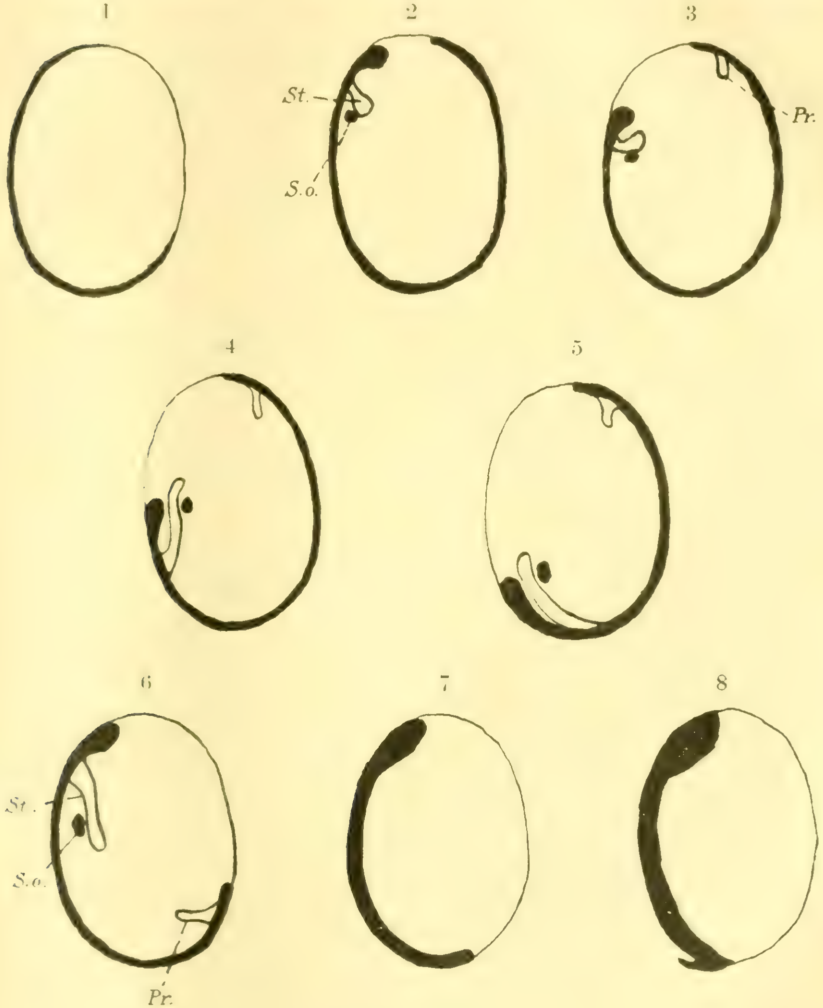
3) Drittes Stadium. Das Kopfende des Keimstreifens, in welchem die schon in vorigem Stadium entwickelten Kopflappen viel ansehnlicher geworden sind, beginnt sich gegen das Hinterende des Eies zu verschieben, indem gleichzeitig das Hinterende des Keimstreifens etwas mehr nach vorn rückt, so daß es den Vorderpol des Eies umgreift. Man kann in dem betreffenden Stadium die stufenweise Verschiebung des Kopfendes nach hinten beobachten. Das Kopfende gelangt aber nicht zum hinteren Pol des Eies (wie es Heymons unrichtig angibt), sondern bleibt immer an der Ventralseite des Eies nahe dem Hinterpole liegen.

Im betreffenden Stadium kann man infolge der beschriebenen Verschiebung eine sehr interessante, so weit es uns bekannt ist, von niemandem bisher beobachtete Lageveränderung des Stomodäums und des inzwischen auch entwickelten Subösophagealkörpers beobachten, dessen Entstehung unten beschrieben sein wird. Wir bemerken nämlich, daß anfangs die Stomodäaleinstülpung mit ihrem blinden Ende gegen das Hinterende des Eies gerichtet ist und der Subösophagealkörper unter dem Stomodäum, zwischen demselben und der Ventralwand des Embryos liegt (Textfig. 2). Wenn sich aber das Kopfende nach hinten verschiebt, unterliegt das schon ziemlich lange Stomodäum auf rein mechanischem Wege einer Umbiegung nach vorn, da ihm der dicht anliegende Dotter und die Mitteldarmanlage, die einerseits mit seinem blinden Ende, anderseits mit dem Dotter innig zusammenhängt, gleichzeitig die Verschiebung nach hinten mitzumachen erschwert. Infolgedessen wird das blinde Ende des Stomodäums nach vorn gerichtet, wobei dasselbe weiter nach vorn reicht als der Kopflappen. Das Stomodäum wird dabei sehr stark in dorsoventraler Richtung komprimiert und erscheint der Ventralwand des Embryos fast in der ganzen Länge wie angeschmiegt.

Infolge dieser interessanten Umbiegung verändert sich auch gleichzeitig die Lage des Subösophagealkörpers, da er, anstatt wie bis daher, unter dem Stomodäum (zwischen demselben und der Ventralwand des

Embryokörpers), dorsal von demselben, zwischen ihm und dem Dotter zu liegen kommt, wie es aus den schematischen Abbildungen (Textfig. 3, 4, 5) zu ersehen ist.

Erst nachträglich, im nächsten Stadium (Textfig. 6), wenn das Kopfende wieder nach vorn zurückkehrt, kommt das Stomodäum (*St*) samt dem Subösophagealorgan (*S.o*) in die primitive Lage zurück. Das blinde Ende des Stomodäums bleibt also bei diesen Verschiebungen



Textfig. 1—8.

Lageveränderungen des Keimstreifens bei *Gryllotalpa* (schematisch).

teilweise ein Punctum fixum. Die Tatsache aber, daß der Subösophagealkörper alle diese Verschiebungen mitmacht und einmal ventral, das zweitemal aber dorsal vom Stomodäum liegt, kann als indirekter Beweis dafür gelten, daß dieses Organ und die mit dem Stomodäum in diesen Stadien zusammengewachsene vordere Mitteldarmepithelanlage ein genetisch zusammenhängendes Ganze bilden. Wäre der Subösophagealkörper eine rein mesodermale, von Anfang an mit dem weiter nach hinten folgenden Mesoderm innig zusammenhängende Bildung, so wäre es unverständlich, warum er so innig mit dem Stomodäum zusammenhängt, daß er alle Verschiebungen desselben mitmacht. Der erwähnte Zusammenhang ist an Sagittalschnitten z. B. aus den photographischen Aufnahmen Fig. 9—12 ersichtlich, wie wir es weiter unten noch sehen werden.

4) Viertes Stadium. In diesem Stadium beginnt das Kopfende des Embryos sich nach vorn zu verschieben, bis es wieder zum Vorderpol des Eies gelangt; gleichzeitig aber verschiebt sich das Hinterende des Keimstreifens gegen den hinteren Eipol, wie die Textfig. 6 und 7 zeigen (in den Textfig. 7 und 8 wurden weder die Einstülpungen des Stomodäums und Proctodäums noch der Subösophagealkörper dargestellt).

5) Fünftes Stadium. Der ganze Keimstreifen kommt infolge der weiteren Verkürzung und Umrollung schon vollkommen an die Ventralseite des Eies zu liegen, indem sein Hinterende den hinteren Eipol noch teilweise umgreift.

6) Sechstes Stadium. Es erfolgt eine Caudalkrümmung (Textfig. 8) des Embryo, welche jedoch hier viel schwächer als bei vielen andern Insekten ausgeprägt ist, und wie Heymons richtig angibt, nur durch die nach vorn gewendeten, am elften Abdominalsegment befindlichen Cerci bedingt wird.

III. Die Anlage des Mitteldarmepithels.

Stomo- und Proctodäum.

In derjenigen Entwicklungsphase des Keimstreifens, welche wir oben als zweites Stadium bezeichnet haben, erscheint in der Nähe des Hinterendes desselben eine Verdickung des Blastoderms, welche wir als hintere Mitteldarmanlage oder hintere Entodermanlage bezeichnen. Es trennen sich hier viele Zellen vom Blastoderm ab und bilden eine zuerst etwas abgeplattete, später hügelförmige Zellenanhäufung, welche eine längere Zeit noch mit dem Blastoderm im Zusammenhange bleibt, nach vorn aber unmittelbar in den mehr vorderen Teil des unteren Blattes (Mesoderm) übergeht, welcher im betreffenden Stadium vom Blastoderm schon vollkommen abgegrenzt erscheint. Am Hinterende ist also die Abtrennung des unteren Blattes verspätet, aber das letztere erreicht hier eine viel ansehnlichere Entwicklung, als mehr nach vorn.

Hinter dieser Zellenanhäufung ist das Blastoderm einschichtig, zeigt hier keine sich vertiefenden, also das untere Blatt bildenden Zellen und noch weiter nach hinten, d. h. am hintersten Punkte des Keimstreifens (der hier fast den Vorderpol des Eies erreicht), finden wir eine sehr seichte Vertiefung, wo einige sehr große, saftige, rundliche oder birnförmige, durch ihren ganzen Habitus sich stark von andern Zellen des Keimstreifens unterscheidende Zellen im Blastoderm liegen und in den Dotter wie eingekeilt erscheinen. Die kleine Vertiefung ist ohne Zweifel die **Heymons**sche Geschlechtsgrube, die großen, saftigen Zellen stellen die ersten Geschlechtszellen dar. Bei der Nachfärbung mit Eosin oder mit Orange tingieren sich diese Zellen etwas mehr rötlich oder gelblich als alle andern Elemente des Embryos.

In Fig. 2 sehen wir eine photographische Aufnahme eines Sagittalschnittes durch den hintersten Abschnitt des Keimstreifens (der im Ei dorsal, nahe dem Vorderpole desselben liegt). Wir sehen in dem Bilde rechts, d. h. distal (ganz hinten) die Geschlechtsgrube mit einigen sehr großen Genitalzellen (*G*), mehr nach links, d. h. proximal (mehr nach vorn) einschichtiges Blastoderm und noch weiter kopfwärts die oben erwähnte starke Blastodermverdickung, d. h. die hintere Mitteldarmepithelanlage (*m*). Dieselbe ist hinten und vorn etwas niedriger, in der Mitte etwas höher und besteht hier aus fünf bis sechs Zellenlagen. Die Zellenanhäufung ist noch nicht vom Blastoderm abgegrenzt. In demselben Präparate sieht man sehr klar, daß die Zellanhäufung mehr nach vorn in das untere Blatt übergeht, welches hier vom Blastoderm schon abgetrennt ist. Wir werden sehen, daß auf der Höhe dieser Verdickung, und zwar nicht in der Mitte, sondern etwas näher dem Hinterende derselben, bald eine Proctodäaleinstülpung erscheint, von welcher jedoch bisher noch keine Spur zu sehen ist.

In derselben Schnittserie finden wir in der vorderen, ventral liegenden Gegend des Keimstreifens eine schwach entwickelte Stomodäaleinstülpung, welche also etwas früher angelegt wird als das Proctodäum. Direkt hinter dieser Einstülpung zeigt das untere Blatt eine ansehnliche Zellwucherung, wobei der Zellenhaufen noch nicht ganz vom Blastoderm abgetrennt ist.

Diese Zellanhäufung stößt eng an die hintere Wand der beginnenden Stomodäaleinstülpung; eine Grenze zwischen beiden Bildungen ist teilweise durchführbar; in der Richtung nach hinten geht die Zellanhäufung direkt in das weiter folgende, untere Blatt, welches hier schon vollkommen vom oberen Blatt abgetrennt erscheint und welches das Mesoderm darstellt, während die in seiner Differenzierung sich etwas verspätende Zellenanhäufung die **vordere Anlage des Mitteldarmepithels oder die vordere Entodermanlage** darstellt.

Die obigen Verhältnisse am vorderen Ende des Embryos sind in der photographischen Aufnahme Fig. 3 dargestellt. Wir sehen hier in der Mitte (*St*) eine seichte stomodäale Einstülpung, deren Wand aus zwei Zellenlagen besteht und nach rechts von derselben eine ansehnliche Zellenanhäufung, die aus fünf bis sechs Zellenlagen besteht und nicht von der äußersten Zellenschicht abgegrenzt ist. Wir sehen hier, wie diese Zellenanhäufung der hinteren Wand des Stomodäums innigst anliegt und in das blinde Ende desselben übergeht, wo sie sich als dünne Zellenschicht weiter verlängert; anderseits geht sie ohne jede Grenze nach hinten in das untere Blatt über. Die Grenze zwischen der Wand des Stomodäums und dieser Anhäufung ist stellenweise bemerkbar. Wie uns die topographischen Verhältnisse beider Bildungen zeigen, können wir die Zellenanhäufung als teilweise durch das Stomodäum miteingestülpt betrachten, da dieselbe durch die hintere Wand dieses letzteren vertieft erscheint.

Im folgenden Entwicklungsstadium, wenn das Kopfende des Keimstreifens sich weiter nach hinten verschiebt, aber die Mitte der Ventralseite noch nicht erreicht, sehen wir folgende wichtige Veränderungen in der Gegend des Stomo- und Proctodäums.

Was zunächst die stomodäale Gegend anbelangt, so finden wir, daß die vordere Anlage des Mitteldarmepithels medial mit der hinteren Wand des Stomodäums sehr innig verwachsen ist, die seitlichen Teile der Anlage dagegen vom Epithel des Stomodäums ganz abgetrennt sind, aber noch unmittelbar in das benachbarte Mesoderm übergehen. In der Medianlinie und etwas oben entsteht an der Hinterwand des Stomodäums eine kleine Verdickung, ein keilförmiger Vorsprung, wo sich noch immer Zellen abtrennen, die innig mit der Anlage des Mitteldarmepithels zusammenwachsen, so daß an dieser Stelle eine Grenze zwischen den betreffenden Bildungen verwischt erscheint. Diese kleine Stelle der Stomodäalwand ist also noch nicht rein ectodermal, da hier noch eine Wucherung von Zellen stattfindet, welche sich der Anlage des Mitteldarmepithels zugesellen.

Betrachten wir nun Längsschnitte (Sagittalschnitte) durch den Keimstreifen des betreffenden Stadiums aus der stomodäalen Gegend, die uns die photographischen Aufnahmen Fig. 4 bis 9 darstellen. Wir bemerken im voraus, daß in allen diesen Aufnahmen nach rechts das Kopfende und nach links das Caudalende des Embryos gerichtet ist.

Die Fig. 4, welche nicht derselben Schnittserie wie die übrigen Fig. 5 bis 9 angehört, sondern vom Präparate eines etwas früheren Stadiums stammt, stellt eine photographische Aufnahme eines etwas lateral durchgeführten Sagittalschnittes dar. Wir sehen hier, daß das untere Blatt kontinuierlich das Stomodäum überzieht, aber während es dort, wo es den Boden der Einstülpung bedeckt, einschichtig ist, besteht es im tieferen Teile der hinteren (also links in Fig. 4) Wand des Stomodäums aus zwei Zellenschichten. In etwas späterem Stadium finden wir, wie uns die Fig. 5 zeigt, daß lateral im tieferen Teile der hinteren Wand des Stomodäums ein Teil des unteren Blattes noch mehr verdickt und von angrenzenden Abschnitten des unteren Blattes abgetrennt erscheint, wobei er die Tendenz zeigt, sich nach hinten gegen den Dotter zu richten; diese schon differenzierte Anlage des unteren Blattes, welche die vordere Mitteldarmepithelanlage darstellt, sehen wir sehr distinkt in Fig. 5 links und oben neben dem Stomodäum.

Zwei Schnitte weiter in der Richtung gegen die Medianlinie, und zwar in Fig. 6, sehen wir, daß die Mitteldarmepithelanlage schon inniger mit dem Stomodäum (links oben am Stomodäum in Fig. 6) zusammenhängt und nach hinten (nach links in Fig. 6) in eine mehr lose liegende Zellenanhäufung (Anlage des Subösophagealkörpers) übergeht. Man kann sich dabei an gefärbten Präparaten leicht überzeugen, daß die Zellen der Anlagen des Mitteldarmepithels und des subösophagealen Körpers etwas saftiger und chromatinreicher sind, als diejenigen der Wand des Stomodäums.

In den noch näher der Medianebene liegenden Schnitten derselben Serie, Fig. 7 und 8, besonders in Fig. 8, sieht man weiter, daß die Wand des Stomodäums einen keilförmigen Vorsprung bildet, mit welchem die Mitteldarmepithelanlage innig zusammenwächst. Wir bitten den Leser, die photographische Aufnahme Fig. 8 näher analysieren zu wollen. Links und oben an der Übergangsstelle der hinteren (linken, Fig. 8) und der dem Dotter zugekehrten Wand des Stomodäums ist ein kleiner Vorsprung zu sehen, mit welchem von unten und hinten (links, Fig. 8) die saftigen Zellen der Mitteldarmepithelanlage zusammenhängen, wobei diese Anlage ventralwärts in die Anlage des subösophagealen Körpers von demselben Habitus übergeht. Endlich ist noch die Fig. 9 zu betrachten, in welcher bei einer etwas stärkeren Vergrößerung die photographische Aufnahme eines Sagittalschnittes durch die Medianebene desselben Embryos dargestellt ist. Wir sehen hier sehr klar die hintere Grenze der hinteren (in der Figur linken) Wand des Stomodäums, den kleinen epithelialen Vorsprung dieser Wand und die mit demselben zusammenhängende und seitens des Dotters ihm anliegende Zellenanhäufung, d. h. Anlage des Mitteldarmepithels, welche einerseits in das splanchnische Blatt des Mesoderms an der Hinterwand des Stomodäums, anderseits in die mehr hinten und ventral gelegene Zellengruppe, welche die Anlage des Subösophagealkörpers darstellt, übergeht. Wir sind nicht in der Lage, photographische Aufnahmen aller Schnitte der betreffenden Serie darzustellen, es mögen also nur einige derselben genügen; beim Durchmustern aber aller Schnitte Schritt für Schritt kommen wir zur Überzeugung, daß die Anlage des sekundären Entoderms (Epithels des Mitteldarmes) ein zusammenhängendes Ganzes mit andern Teilen des unteren Blattes bildet, und daß es unberechtigt wäre, dieselbe lediglich als ein Produkt der ectodermalen Wand des Stomodäums zu betrachten, wie es Heymons in seinen etwas schematisierten Abbildungen dargestellt hat.

Was nun die proctodäale Gegend im Embryo desselben Stadiums anbelangt, so sind hier folgende Verhältnisse zu beachten.

In der Gegend der hinteren Abteilung der hinteren Anlage des Mitteldarmepithels (Fig. 2 *m*) erfolgt eine Einstülpung des Ectoderms, die zur Bildung des Proctodäums führt und die die ganze Anlage nach innen gegen den Dotter vertieft, wobei in der Medianebene das Mittelstück der Anlage mit der vorderen Wand der Einstülpung eng zusammenhängt, während seitwärts die Anlage vom Proctodäum abgegrenzt erscheint.

Wir geben eine photographische Aufnahme der proctodäalen Gegend von diesem Stadium in Fig. 25, wo die Verhältnisse denjenigen im nächsten zu beschreibenden Stadium fast vollkommen entsprechen, nur mit dem Unterschiede, daß die Einstülpung des Proctodäums hier noch sehr seicht ist und eine Grenze zwischen derselben und der Zellenanhäufung für die Anlage des Mitteldarmepithels noch kaum durchführbar erscheint.

Im nächsten Entwicklungsstadium, in welchem das Kopfende des Keimstreifens schon fast die Mitte der Ventralwand des Eies erreicht (das Stadium entspricht demjenigen zwischen Textfig. 3 und 4), sind folgende Veränderungen zu beobachten, die wir in den photographischen Aufnahmen Fig. 10 bis 13 und 15—16 dargestellt haben.

Was zuerst das Stomodäum anbelangt, so ist dasselbe im Verhältnis zum vorigen Stadium viel ansehnlicher und zeigt folgende Eigentümlichkeiten. Die äußere Öffnung des Stomodäums hat eine biskuitförmige Gestalt angenommen, indem sie in der Medianebene sehr eng geworden ist, so daß der vordere und hintere Rand derselben an Sagittalschnitten sehr nahe aneinander gerückt erscheinen; in den lateralen Partien dagegen ist die Öffnung breiter. Dieselbe biskuitförmige Gestalt zeigt auch in diesem Entwicklungsstadium der Anfangsteil des Stomodäums, was uns die Querschnitte durch denselben oder die horizontalen Schnitte durch das ganze Ei zeigen (da der Anfangsteil des Stomodäums hier senkrecht zur Bauchwand des Embryos gerichtet ist).

Die Differenzen in der Breite der Stomodäalöffnung und des Lumens im Anfangsteile des Stomodäums sind aus den Fig. 10—13 ersichtlich. In Fig. 10 und 11, aus der mehr lateralen Gegend des Embryo, ist die Öffnung und das Lumen bedeutend enger, als in Fig. 12 und 13, aus der mehr medianen Partie des Keimstreifens.

Das Stomodäum zerfällt im betreffenden Stadium in zwei Abschnitte, in einen distalen Anfangsteil, der überhaupt viel enger ist und in einen tieferen proximalen Teil, dessen Lumen viel größer erscheint. Dieser tiefere Abschnitt zeigt in der Medianebene zwei ansehnliche Ausstülpungen: einen kleineren, vorderen und einen viel größeren, hinteren, der nach hinten und etwas dorsalwärts gerichtet ist. In den lateralen Partien des Stomodäums sieht man keine solche Ausstülpungen. Man vergleiche nur wieder die Fig. 10 und 11 mit den Fig. 12 und 13, aus welchen diese Differenzen klar zu ersehen sind. Man bemerkt auch in diesen Präparaten, daß der Anfangsteil des Stomodäums senkrecht zum tieferen Abschnitte desselben gerichtet ist, was im Zusammenhange mit der oben erwähnten, beginnenden Lageveränderung des ganzen Stomodäums bei der Blastokinese des Embryos steht.

Unsre wichtigste Aufgabe ist nun, das Verhältnis der vorderen Mitteldarmepithelanlage zum Stomodäum und zu andern Teilen des unteren Blattes zu analysieren.

In Fig. 10 sehen wir die photographische Aufnahme eines Sagittalschnittes durch den mehr lateralen Teil des Stomodäums. Wir erblicken hier, daß die ganze Wand des Stomodäums von einer ununterbrochenen Schicht des unteren Blattes bedeckt ist, welche aber an der hinteren Wand desselben besonders verdickt und mehrschichtig erscheint. Wenn wir Schritt für Schritt die nacheinander folgenden

Sagittalschnitte betrachten, sehen wir, wie in einer Stelle, an der hinteren Wand des Stomodäums, diese Verdickung des unteren Blattes immer größer wird, worüber uns auch Horizontalschnitte belehren. Hier werden wir nur einige charakteristische Sagittalschnitte der betreffenden Serie näher analysieren. Und zwar in Fig. 11, zwei Schnitte weiter medianwärts im Vergleich mit Fig. 10, ist schon die Verdickung des unteren Blattes, welche die vordere Anlage des Mitteldarmepithels darstellt, besonders stark in einer Gegend entwickelt, die dem tiefsten Teile der hinteren Wand des Stomodäums entspricht; die Verdickung zeigt an Sagittalschnitten eine ovoide Gestalt und ist distinkt von der Wand des Stomodäums abgegrenzt, wobei sie anderseits in die mehr nach oben und unten folgenden Partien des unteren Blattes direkt übergeht. Während aber in der Verdickung selbst die Zellen des unteren Blattes mehr zusammengehäuft liegen, sind sie ventralwärts mehr gelockert. An Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt und mit Orange nachgefärbt worden sind, erscheint eine färberische Differenz zwischen der Wand des Stomodäums und dem unteren Blatte; die erstere ist nämlich dunkler gefärbt als das letztere, was auch die photographischen Aufnahmen teilweise zeigen, obwohl nicht so distinkt, wie es an den Präparaten selbst zu konstatieren ist.

In Fig. 12, ein Schnitt weiter gegen die Medianlinie, ist schon die Anlage des Mitteldarmepithels stärker mit der hinteren Wand des Stomodäums (mit linker Wand in der Abbildung) zusammengewachsen. Man sieht nämlich, daß an der Grenze zwischen der hinteren und dorsalen (links und oben in der Abbildung) Wand des Stomodäums dieselbe einen keilförmigen Vorsprung bildet, den wir schon ebenfalls im früheren Stadium beobachtet haben und der innig mit der Anlage des Mitteldarmepithels zusammengewachsen ist, wo noch immer neue Zellen sich der Anlage zugesellen, und wo man oft Mitosen findet. Diese Stelle der Stomodäalwand behält also am längsten den embryonalen Charakter, und erst nachdem die Zellwucherung hier aufgehoben wird, erhält auch diese Stelle der Stomodäalwand einen rein ectodermalen Charakter.

Anderseits sieht man auch hier sehr deutlich, wie die Anlage des Mitteldarmepithels ununterbrochen in den mehr ventralen Abschnitt des unteren Blattes übergeht und mit der lockeren Zellenanhäufung innig zusammenhängt, welche die Anlage des Subösophagealkörpers darstellt.

Ganz median endlich (Fig. 13) sieht man schon einen Zellenhaufen, d. i. die Anlage des Mitteldarmepithels, vollkommen mit der hinteren

Wand (mit der linken in der Abbildung) des Stomodäums zusammengewachsen, obwohl auch hier infolge färberischer Differenzen eine Grenze noch durchführbar ist; von der darunter liegenden, mehr lockeren Zellenanhäufung des unteren Blattes (des künftigen Subösophagealkörpers) ist aber hier die Mitteldarmepithelanlage schon vollkommen durch eine schlitzförmige Lücke abgegrenzt. Wenn wir die weiteren Sagittalschnitte der betreffenden Serie, also die Schnitte aus der andern Körperhälfte, verfolgen, finden wir ganz analoge Verhältnisse wie in der beschriebenen Hälfte.

Es ist also einleuchtend, daß die vordere Mitteldarmanlage als ein differenzierter Teil des unteren Blattes aufzufassen sei, der in der Medianebene mit der hinteren Wand des Stomodäums innig zusammenhängt, wo noch an einer kleinen Stelle eine längere Zeit neue Zellen proliferiert werden; in den seitlichen Teilen dagegen ist die Anlage vom Stomodäum ganz abgegrenzt und ist in einen oberen Abschnitt, d. h. die eigentliche Anlage des Epithels des Mitteldarmes und in einen unteren Abschnitt, der frühzeitig in eine paarige Anlage des subösophagealen Körpers übergeht, differenziert. Außerdem bleiben noch manche Zellen in der Nachbarschaft des Subösophagealkörpers ganz frei und verwandeln sich in Blutkörperchen, was wir unten noch näher betrachten werden. Diese locker liegenden Zellen des unteren Blattes (künftige Blutkörperchen) sehen wir z. B. in Fig. 11 und 12 zwischen der Anlage *m* (Mitteldarmepithelanlage) und *so* (Subösophagealkörper).

Wir sahen schon oben, daß an einer kleinen Stelle die vordere Anlage des Mitteldarmepithels mit der hinteren Wand des Stomodäums innig zusammenhängt und daß hier noch eine gewisse Zeit die Proliferation neuer Zellen stattfindet, die sich dem Entoderm zugesellen. Diese Stelle des Stomodäums ist somit noch nicht vollständig ectodermaler Natur, bleibt aber auf einer mehr embryonalen Stufe. Wir können uns diese Tatsache damit erklären, daß die Einstülpung des Stomodäums etwas schneller am vorderen Ende der späteren Mundöffnung als am hinteren zustande kommt, weshalb ein Teil des Blastoderms, wo das untere Blatt noch nicht vollkommen von der oberen Zellenschicht abgetrennt ist (bezeichnet durch *x*) und welcher direkt hinter der Anlage des Stomodäums folgt, miteingestülpt wird. Betrachten wir die Fig. 26, welche einen Sagittalschnitt durch die Stomodäaleinstülpung von einem Stadium darstellt, welches etwas später als dasjenige Fig. 3, aber jünger als dasjenige Fig. 4—9 ist. Wir sehen hier, wie eng die Einstülpung erscheint, und zwar im Vergleich mit der Einstülpung Fig. 5—9. Wir erklären uns dies damit, daß der weiter nach hinten folgende Teil der äußeren Wand des Embryos, mit welchem die Zellenanhäufung *m* (vordere Mitteldarmepithelanlage) noch zusammenhängt, sehr bald gleicherweise eingestülpt wird, weshalb die äußere Öffnung des Stomodäums sich vergrößert und die Zellenanhäufung des unteren Blattes in der Medianebene im Zusammenhange mit der hinteren Wand des Stomodäums erscheint, wobei hier noch eine kurze Zeit weitere Fortbildung der Zellen seitens dieser Wand zu beobachten ist. Fig. 28 stellt einen Schnitt aus derselben Serie dar, aber von mehr lateraler Partie, wo die Anlage des Entoderms (*m*) ganz frei liegt und nach hinten in den mesodermalen Teil des unteren Blattes übergeht. Den innigen Zusammenhang der Anlage mit dem Stomodäum sehen wir noch im Querschnitt Fig. 24, wo sie lateralwärts in mehr lockere Zellen übergeht (Anlage des subösophagealen Körpers und der Blutkörperchen).

Daß die Anlage des Subösophagealkörpers mit derjenigen des Mitteldarmepithels als genetisch verbunden aufzufassen sei, das resultiert auch aus unsern Beobachtungen bei *Phyllodromia* und aus den Beobachtungen des Dr. J. Hirschler an *Donacia*, die in unserm Institut ausgeführt worden sind und welche zeigen, daß der subösophageale Körper bei diesem letzteren Insekt zwei Paare von drüsenartigen Organen bildet, welche den Dotter direkt begrenzen und als drüsenartige Anhänge desselben aufzufassen seien. Wir werden noch zu dieser Frage unten zurückkehren.

In etwas späteren Entwicklungsstadien, wenn das Stomodäum eine etwas größere Länge erreicht hat, sieht man keine Grenze zwischen der Stomodaälwand und der Anlage der Epithelmitteldarmwand; man findet dann an Querschnitten, daß während in der Mitte beide Anlagen ganz zusammengewachsen sind, beiderseits, also lateral die Anlage des Darmepithels in zwei flügelförmige, verdickte Abschnitte übergeht, die ganz frei und mit verdünnten Rändern versehen sind, wie dies uns die photographische Aufnahme Fig. 19 zeigt. Wenn man nur diesen Schnitt oder einen Sagittalschnitt durch den Embryo desselben oder etwas älteren Entwicklungsstadiums betrachtet, ohne die früher beschriebenen Übergangsstadien zu sehen, so könnte man sicher zu dem irrigen Schluß gelangen, daß die Anlage des Mitteldarmepithels lediglich ein Differenzierungsprodukt des Stomodäums selbst sei, wie es Heymons angenommen hat. Wenn man dagegen diese sehr wichtigen und kritischen Übergangsstadien studiert und dabei die ganze Schnittserie Schritt für Schritt untersucht, so muß man zur Überzeugung gelangen, daß die betreffende Anlage ein Differenzierungsprodukt des unteren Blattes ist.

Heymons hat nun, nach unsrer Überzeugung, diese kritischen Übergangsstadien übersehen. Er gibt in seinem Werke Abbildungen, aus denen hervorgeht, daß die von ihm sog. »Epithellamelle«, d. h. die Anlage des Mitteldarmepithels aus dem Ectoderm des Stomodäums herauswächst und nirgends mit dem splanchnischen Mesodermblatte zusammenhängt, welches hier durch diese Anlage einfach »durchbrochen wird.« Nach Heymons endet immer die Schicht des splanchnischen Mesodermblattes da, wo die Epithellamelle beginnt, so daß diese beiden Teile nirgends ineinander übergehen sollen. Die von uns dargestellten Übergangsstadien zeigen aber etwas ganz andres, was die Auffassungsweise der späteren Bilder prinzipiell verändert, und unsre photographischen Aufnahmen überzeugen uns ganz unzweideutig, daß die Heymonssche Epithellamelle anfangs eine Zellenmasse darstellt, die direkt in den mehr ventralen und in den mehr dorsalen Teil des unteren Blattes übergeht.

Die etwas schematisierten Abbildungen Heymons' (und Abbildungen, die von mikroskopischen Präparaten von einem Verfasser angefertigt werden, müssen immer etwas schematisiert sein) differieren sehr von unsern photographischen Aufnahmen, die in strittigen Fragen ja immer einen Vorzug gegen die gezeichneten Abbildungen haben und überzeugender sein müssen.

Wir müssen jetzt die hintere, d. i. die proctodäale Anlage des Mitteldarmepithels in demselben Entwicklungsstadium betrachten, in welchem wir die stomodäale Anlage oben schon beschrieben haben. Die Präparate, deren photographische Aufnahmen die Fig. 15 und 16 darstellen, gehören derselben Schnittserie, wie die oben schon analysierten Fig. 10—13, an.

Das sich einstülpende Proctodäum vertieft, wie wir es schon oben erwähnt haben, die große hintere Anhäufung des unteren Blattes, und zwar so, daß ein Teil derselben in der Mitte, auf dem blinden Ende der Einstülpung, ein Teil an der hinteren Wand, der weitaus größte Teil aber an der vorderen Wand derselben zu liegen kommt.

In Fig. 15, welche die photographische Aufnahme eines Sagittalschnittes durch eine etwas laterale Partie des Proctodäums darstellt, liegt eine große Zellenanhäufung des unteren Blattes am blinden Ende des Proctodäums, an der hinteren Wand desselben, besonders stark ist sie aber an der vorderen Wand entwickelt, wo sie ventral in das weiter nach vorn verlaufende, viel dünnere untere Blatt übergeht. Überall sieht man hier eine Grenze zwischen dem Proctodäum und dem unteren Blatt; nur ganz vorn im Übergangspunkte zwischen der vorderen Wand des Proctodäums und der Bauchwand des Embryos sind beide Blätter noch nicht abgegrenzt; hier dauert noch die Proliferation der Blastodermzellen.

Besonders ansehnlich ist die Anhäufung im oberen, dem Dotter angrenzenden Teile der vorderen Wand des Proctodäums (in Fig. 15 und 16 ist die vordere Wand des Proctodäums nach rechts, die hintere nach links gerichtet).

Zwei Schnitte weiter gegen die Medianlinie (Fig. 16), wo die Einstülpung des Proctodäums etwas tiefer ist, sehen wir, daß ein Teil des unteren Blattes, und zwar der obere Teil der die Hinterwand des Proctodäums bedeckenden Schicht desselben, mit dem Epithel des Proctodäums innig zusammengewachsen ist, während er von dem mehr ventralen Abschnitte des unteren Blattes gänzlich abgegrenzt erscheint (vgl. die Fig. 13 mit der Fig. 16).

Wir finden hier also ganz analoge Verhältnisse wie in der stomodäalen Gegend des Embryos; hier und dort ist der mediane obere Teil der Anlage des Mitteldarmepithels mit der Wand des Stomodäums bzw. des Proctodäums verwachsen. Diese Zellenanhäufung des unteren Blattes geht, wie wir wissen, am vorderen Ende des Embryos ventral in den Subösophagealkörper und teilweise auch in Blutkörperchen über, am hinteren Ende bleibt dieser ventrale Teil der Anhäufung eine längere Zeit ohne Veränderung, endlich aber unterliegt er einer Lockerung und gibt zum größten Teil einer Anzahl saftiger Zellen, den Blutkörperchen, den Anfang.

Für sehr lehrreich betrachten wir die Fig. 23, welche von einem Embryo desselben Alters wie die Fig. 24 stammt und welche einen Querschnitt durch das vordere Ende des Proctodäums darstellt. Wir sehen hier seitlich am Proctodäum Ausstülpungen für die Malpighischen Gefäße, das ganze Proctodäum ist von den Elementen des splanchnischen Blattes bedeckt, und nur an der dorsalen Seite desselben ist dieses Blatt fast gänzlich unentwickelt. Nach innen (also in der Richtung gegen den Dotter) vom splanchnischen Blatte sehen wir seitwärts (links) eine ansehnliche Zellenanhäufung (*m*) von etwas ganz anderm Habitus (die Elemente derselben sind mehr saftig und die Kerne tingieren sich stärker); die Anhäufung bildet eine zuerst etwas schief verlaufende Platte, welche dorsal vom Proctodäum in die der andern Seite übergeht. Diese paarigen Zellenanhäufungen sind Produkte der hinteren Anlage des Entoderms, und wir sehen, wie dieselben in diesem Stadium nach unten in eine lockere Zellenanhäufung übergehen, deren Zellen sich zum größten Teil in die saftigen Blutkörperchen verwandeln.

In Fig. 27 sehen wir auf einem Sagittalschnitte durch einen Embryo eines älteren Stadiums, wie sich die Entodermplatte nach vorn ventral vom Dotter zieht und mit einer dünnen Schicht die untere Wand des Proctodäums bedeckt, wo an ganz medianen Schnitten ein Zusammenwachsen beider Blätter in der Mitte in einem sehr kleinen Bezirke zu sehen ist.

Einmal von den benachbarten Teilen des unteren Blattes abgegrenzt und mit den entsprechenden Wucherungen des Stomodäums bzw. des Proctodäums aufs innigste zusammengewachsen, verhält sich die vordere, bzw. hintere Mitteldarmepithelanlage oder das sekundäre Entoderm bei *Gryllotalpa* im allgemeinen in einer solchen Weise, wie bei andern Orthopteren, doch lassen sich hier manche Eigentümlichkeiten beobachten, welche HEYMONS, der die Orthopteren am genauesten vom vergleichend-anatomischen Standpunkte studiert hat, unerwähnt läßt.

Wir wollen zuerst das Schicksal der vorderen Anlage des Mitteldarmepithels näher betrachten.

Wie aus dem Vergleich vieler sagittaler und transversaler Schnitte hervorgeht, hat die Anlage zuerst die Gestalt eines Uhrschälchens, dessen Konvexität nach hinten gerichtet ist. Diese Gestalt ist noch in Fig. 20 und 21 zu sehen, welche Sagittalschnitte durch das Stomodäum nebst der Anlage des Mitteldarmepithels aus einem etwas späteren Stadium darstellen, und in welchen das Kopfende des Keimstreifens schon nach der hinteren Hälfte der Ventralfläche des Eies verschoben worden ist und das blinde Ende des Stomodäums, vorwärts gerichtet, weit über die Kopflappen nach vorn reicht. Die Ursache dieser Lageverhältnisse haben wir schon oben besprochen. Das Stadium entspricht ungefähr demjenigen, welches in der schematisierten Abbildung Textfig. 5 dargestellt ist.

Indem zuerst das blinde Hinterende des Stomodäums ganz nach hinten gerichtet ist, richtet es sich in dem Maße, als sich das Stomodäum weiter verlängert, nach hinten und oben gegen den Dotter; infolgedessen verändert sich auch die Lage der uhrschälchenförmigen Anlage des Mitteldarmepithels, und zwar liegt sie etwas mehr horizontal, wie es uns die Schnitte zeigen (Fig. 20).

Die Anlage besteht jetzt aus drei distinkt unterscheidbaren Teilen: aus einem mittleren, dünneren Teil, der mit der Wand des Stomodäums innigst verwachsen ist, und aus zwei seitlichen, polsterförmigen, in der Mitte verdickten, an den Rändern verdünnten Abschnitten, welche im Querschnitt linsenförmig erscheinen (Fig. 19).

Wie aus den oben beschriebenen Entwicklungsverhältnissen hervorgeht, enthält der mittlere, dünnere Teil sowohl die Elemente des unteren Blattes, wie auch diejenigen der Stomodäalwand, d. h. Produkte des medianen, keilförmigen Vorsprunges der hinteren, epithelialen Stomodäalwand, während die seitlichen Abschnitte ausschließlich dem unteren Blatt ihren Ursprung verdanken.

Nun ist es besonders wichtig, daß der mittlere Teil bald in die Grenzlamelle des Stomodäums übergeht und also keinen Anteil an der Bildung des Epithels des Mitteldarmes nimmt, welches ausschließlich durch die seitlichen polsterförmigen Teile gebildet wird.

Die distalen (seitlichen) Ränder der beiden polsterförmigen Abschnitte der Mitteldarmepithelanlage unterliegen bald einer besonderen, aber nur zeitweise dauernden Veränderung, deren Bedeutung uns vollkommen unklar blieb, obwohl wir dieselben bei allen Embryonen beobachteten. Und zwar unterliegen diese Ränder einer Umbiegung ventralwärts und medianwärts, so daß sie sich temporär zu röhrenartigen Bildungen schließen, indem der äußere Rand jederseits mit dem mehr centralen Teile der polsterförmigen Verdickung zusammenklebt. Bald öffnen sie sich aber, d. h. es werden die äußeren umgebogenen Ränder frei und dorsalwärts gekrümmt. Von diesem Moment an beginnt nun eine sehr energische Umwachsung des Dotters, und zwar sowohl an der ventralen, wie auch an der dorsalen Seite desselben, wie dies schon unsre Vorgänger, Graber, Korotneff und Heymons richtig beobachtet und beschrieben haben.

In den ersten Stadien der Umwachsung sieht man Entoderm- oder Darmepithelplatten nur an der dorsalen und ventralen Seite des Dotters, bald aber beginnt die Anlage gleichmäßiger zu wachsen, so daß sie von allen Seiten den Dotter umgibt und die Gestalt einer Röhre bekommt, deren freie, nach hinten gerichtete Ränder sehr dünn sind.

Da ganz ähnliche Verhältnisse vorn und hinten, d. h. am stomodäalen und proctodäalen Ende existieren, bleibt eine gewisse Zeit der mittlere Abschnitt des Dotters noch nicht von Entoderm begrenzt, wird aber durch das weitere gleichmäßige Wachstum der stark verdünnten, gegeneinander gerichteten Ränder beider Anlagen gleichmäßig immer mehr von dem Epithel bedeckt. Diese Verschiedenheit in der Umwachsungsweise des Dotters hat Graber sehr richtig bemerkt und gewürdigt, indem er sich ausdrückt: »Eines zunächst scheint mir ganz sicher zu sein, daß nämlich die bisher untersuchten Orthopteren mit Ausnahme der Blattiden im Gegensatz zu den meisten übrigen Insekten keine hufeisen- oder gabelförmig sich teilenden Enterodermanlagen besitzen. Demgemäß könnte man die Insekten bezüglich der Enterodermbildung einteilen in solche:

1) mit gabelförmigen Enterodermanlagen: Coleopteren, Lepidopteren, Hymenopteren, Rhynchoten usw., Dipteren, *Blatta* (?),

2) mit nicht gabelförmigen oder einfachen Enterodermanlagen: *Gryllotalpa, Oecanthus, Stenobothrus, Mantis.*«

Korotneff dagegen, obwohl seine letzte Arbeit viel später erschieschienen ist, hat diese Differenz bei *Gryllotalpa* gegenüber der Mehrzahl andrer Insekten nicht beobachtet, indem er sagt, daß »die Dottermasse von vier Zellenpolstern allmählich umwachsen wird«. Von vier Zellenpolstern kann man hier aber nur in den allerersten Entwicklungsstadien sprechen, etwas später finden wir kontinuierliche röhrenförmige Epithelanlagen, die den Dotter allmählich umwachsen.

Es ist sehr interessant, daß, sobald sich die vordere (und dasselbe bezieht sich auch auf die hintere Anlage) Entodermanlage als eine abgegrenzte Platte differenziert, ihre Zellen einen besonderen Habitus annehmen. Sie werden saftig, und ihre Kerne vergrößern sich sehr stark, besonders aber steigt der Chromatingehalt der Kerne, so daß sie sich z. B. mit Eisenhämatoxylin sehr stark tingieren lassen.

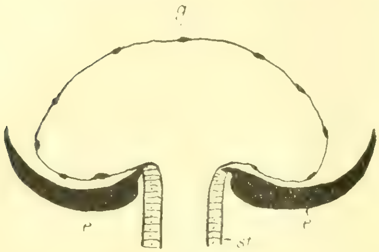
Heymons sucht die Ursache dieser verhältnismäßig so sehr frühzeitigen histologischen Differenzierung der Platte damit zu erklären, daß die Zellen bald den Dotter zu absorbieren beginnen. Uns scheint es aber, daß die hauptsächliche Ursache dieser Erscheinung eher darin liegt, daß diese Zellen einen ganz besonderen embryonalen Charakter besitzen, daß sie eben Entodermzellen, und nicht bloß Produkte des Stomodäums, also rein ectodermale Elemente sind, wie es Heymons annimmt.

Daß die Zellen der vorderen Entodermplatte sich zu differenzieren beginnen, ehe noch ihrerseits eine Dotterresorption stattfindet, das beweist erstens der Umstand, daß bei *Gryllotalpa* infolge der oben beschriebenen blastokinetischen Verhältnisse bald nach dem Erscheinen der Entodermplatte der subösophageale Körper eine Lage zwischen der Platte und dem Dotter einnimmt, wie es uns der Querschnitt Fig. 19 zeigt, weshalb hier noch keine direkte Absorption des Dotters erfolgen kann, trotzdem aber nehmen die Zellen der Platte eben in diesem Stadium ihren charakteristischen Habitus an, sie werden saftig und großkernig.

Zweitens scheint es uns, daß die Absorption des Dotters eine längere Zeit auch deshalb nicht erfolgen kann oder wenigstens sehr erschwert wird, weil durch die besonderen Lageverhältnisse der Grenzlamelle des

Stomodäums der Dotter fern von der Hauptmasse der Entodermplatte gehalten wird. Die Grenzlamelle verläuft namentlich auf die Weise, daß sie eine Art Duplicatur bildet, wobei ein Teil der Falte der inneren Fläche des basalen Teiles der Entodermplatte innig anliegt, wie es die schematische Textfig. 9 zeigt.

Die obigen Verhältnisse illustrieren uns die photographischen Aufnahmen Fig. 17 und 22. Erst später kommt es zum vollkommenen Verschwinden zuerst der der Entodermplatte anliegenden und dann dem Dotter zugekehrten Falte der Grenzlamelle. Trotz dieser Abgrenzung finden wir jedoch, daß auch an Stellen, wo die Entodermplatte in keine Berührung mit dem Dotter kommt, die Elemente der Platte ihren charakteristischen Habitus sehr früh annehmen, so daß sie schon auf den ersten Blick von denjenigen des Ectoderms und Mesoderms unterschieden werden können (vgl. die Fig. 14, 17, 19).



Textfig. 9.

Querschnitt durch das Stomodäumende und Grenzlamelle (schematisch). *g*. Grenzlamelle; *e*. Entoderm; *st*. Stomodäum.

Im innigen Zusammenhange mit den zuletzt erörterten Verhältnissen bleibt auch die interessante Tatsache, daß am vorderen Ende des Stomodäums der Übergang der Epithelwand desselben in das epitheliale Gewebe des Mitteldarmes nicht ununterbrochen, d. h. nicht kontinuierlich erscheint, sondern wir erhalten den Eindruck, als ob das letztere Gewebe nur sehr innig der Epithelwand des Stomodäums anliege.

In etwas früheren Stadien, wenn der Vorsprung der hinteren Wand des Stomodäums mit dem centralen Teile der Entodermplatte zusammenwächst, ist der Übergang ein ganz kontinuierlicher. Wenn aber der Vorsprung in den Bereich der Grenzlamelle mitgenommen wird und diese letztere einer Reduktion zu unterliegen beginnt, bleiben die peripherischen Teile der Entodermplatte eine gewisse Zeit dem Epithel des Endabschnittes des Stomodäums nur wie angeschmiegt, was für einen, obwohl nur indirekten Beweis dafür gelten kann, daß das Entoderm ursprünglich und genetisch kein kontinuierliches Ganzes mit der Stomodäalwand bildet. Erst sekundär wird der Zusammenhang wieder ein kontinuierlicher.

Wir bitten den Leser, die photographische Aufnahme Fig. 14 (ein Querschnitt durch die hintere Region des Stomodäums; die

Grenzlamelle ist noch nicht ganz verschwunden) näher zu betrachten. Besonders an der rechten Seite, wo die Aufnahme viel distinkter ausgefallen ist, sehen wir ganz klar, wie das Epithel der ventralen Wand des Stomodäums sich seitwärts verdünnt und in die sehr dünne, aus einer Schicht stark abgeplatteter und weit voneinander entfernter Zellen bestehende Grenzlamelle dorsal übergeht. Nun sieht man hier sehr klar, daß die Entodermplatte an der rechten Seite etwas unterhalb der seitlichen Partie der epithelialen Stomodäalwand beginnt und von dieser letzteren durch eine sehr deutliche Grenze abgetrennt erscheint. Ventral ist die entodermale verdickte Lamelle vom splanchnischen Mesodermblatt bedeckt, welches in dasjenige des Stomodäums übergeht. Besonders interessant ist aber in dieser Hinsicht die photographische Aufnahme Fig. 17, wo bei stärkerer Vergrößerung der Übergang des Epithels des Stomodäums in die verdickte, polsterförmige dorsale und ventrale Entodermlamelle zu sehen ist. Wir erblicken hier weiter, was besonders auf der einen Seite des Präparates klar hervortritt, daß das Epithel des Stomodäums gegen die Peripherie niedriger wird und mit einer deutlichen Grenze in die verdickten Entodermscheiben übergeht: an vielen Präparaten sieht man an der Grenze eine deutliche kleine Spalte. Wäre das Entoderm nur einfach ein Continuum des Epithels des Stomodäum, oder richtiger, wäre es eigentlich kein Entoderm, so wären auch die obigen Verhältnisse etwas schwer zu deuten.

IV. Der Subösophagealkörper. Blutzellenanlage.

Mit der Entwicklung der vorderen Entodermanlage hängt innig die Bildung des Subösophagealkörpers zusammen, wie wir es schon oben bemerkt haben. Wir haben nämlich gesehen, daß die vordere, starke Anhäufung des unteren Blattes, die hinter dem Stomodäum zum Vorschein kommt, sich in folgende Bildungen differenziert: 1) in die eigentliche vordere Anlage des Mitteldarmepithels, die mit einem Vorsprunge des Stomodäums median innig zusammenwächst, 2) in die ventral liegende, mehr lockere Zellenanhäufung, die die Anlage des subösophagealen Körpers bildet, und 3) in die zwischen diesen beiden Bildungen sich lockernden Zellen, welche in Blutzellen übergehen. Ein Teil der Anhäufung endlich, der unter der Anlage des Mitteldarmepithels der hinteren Wand des Stomodäums anliegt, geht in die splanchnische Schicht desselben über.

Es fragt sich nun, ob wir die Anlage des subösophagealen Organs dem sekundären Entoderm oder dem Mesoderm angehörend bezeichnen dürfen?

Sei wie es sei, die Anlage gehört dem unteren Blatt, also dem primären Entoderm. Wir meinen aber, indem wir uns auf unsre früheren Beobachtungen an *Phyllodromia* stützen, daß wir ganz berechtigt sein würden, die Anlage des subösophagealen Körpers für eine entodermale Bildung zu halten. Folgende Gründe führen uns zu solcher Deutung: 1) der Vergleich mit dem subösophagealen Körper der *Phyllodromia*, wo wir Gründe angeführt haben, warum wir dort den subösophagealen Körper, den Mittelstrang, welcher in Blutzellen zerfällt und die vordere und hintere Mitteldarmepithelanlage als kontinuierliche Bildungen sowohl der Entstehung, wie auch der formativen Bedeutung nach betrachten müssen. Der wichtigste Grund war nämlich der, daß wir einerseits vom Subösophagealkörper birnförmige, saftige Zellen sich abtrennen gesehen haben, die in Blutzellen übergingen, und anderseits Zellen des Mittelstranges des unteren Blattes, die gleicherweise größtenteils in Blutzellen übergehen, teilweise zur Vervollständigung der Mitteldarmepithelwand beizutragen beobachtet haben. 2) Die interessante Beobachtung des Dr. J. Hirschler an *Donacia*, nach welcher bei diesem Käfer die Produkte des Gastrulakeiles (Teile des unteren Blattes) unter anderm eine ansehnliche Zellenanhäufung hinter dem Stomodäum bilden, die einerseits der Lage und dem Habitus nach vollkommen dem Subösophagealkörper andrer Insektenembryonen zu entsprechen scheint, anderseits aber zwei Paare drüsenartiger Bildungen entstehen läßt, welche direkt den Dotter begrenzen und wie leberartige Anhänge des Mitteldarmes aussehen. Die Beobachtung des Herrn Dr. Hirschler, dessen schöne Präparate wir in unserm Institut gesehen haben, waren für uns desto willkommener, weil wir, bevor uns noch diese Beobachtung bekannt war, den subösophagealen, paarig hervortretenden Körper als ein Rudiment irgendwelchen drüsigen Anhangsorgans des Mitteldarmes erklärten, indem wir uns folgendermaßen darüber geäußert haben: »Bei den Crustaceen spielen bei der Entwicklung des Mitteldarmes die paarigen Anlagen der Leber eine äußerst wichtige Rolle; bei den Isopoden z. B. bilden sich, nach J. Nusbaums Untersuchungen, aus dem Entoderm vor allem die großen Leberschläuche, die anfangs ein paar seitlich gelegener scheibenförmiger Zellenhäufchen bilden, wobei nur derjenige kleine Teil des eigentlichen Mitteldarmrohres, wo die enormen Leberschläuche münden, gleicherweise aus dem Entoderm entsteht, der übrige aber, weit größere Abschnitt des Rohres durch Stomo- und Proctodäum gebildet wird.

Obwohl bei den luftatmenden Arthropoden keine Lebersäcke existieren, waren sie jedoch sehr wahrscheinlich bei den phylogenetisch weit entfernten Ahnen beider Gruppen der Arthropoden vorhanden, wie sie jetzt z. B. bei den phylogenetisch so primitiven Rotatorien in Form zweier großer Drüsen am Anfangsteile des Mitteldarmes vorhanden sind. Wir meinen deshalb, daß die subösophagealen Körper phylogenetisch vielleicht als Reste der großen, paarigen Mitteldarmdrüsen, die den jetzt lebenden, luftatmenden Arthropoden fehlen, zu deuten sind, da sie gleich diesen letzteren im innigen Zusammenhange mit der Mitteldarmepithelanlage entstehen.«

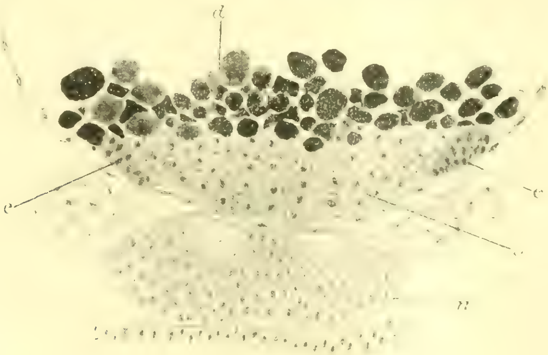
Unsre Anschauungen über die morphologische Deutung des subösophagealen Körpers differieren sehr von denjenigen unsrer Vorgänger. So hat z. B. WHEELER (15) bei *Xiphidium* und *Blatta* dieses Organ als Homologon der Kopfniere der Crustaceen mit Reserve erklärt. »The suboesophagal body — sagt er — providing it arises from the mesoderm of the tritocerebral segment, may be all that remains of this same pair of nephridia in the cephalic region of insects«.

Nach HEYMONS sind die Elemente des Subösophagealkörpers von drüsiger Natur, aber er hält den Körper für eine mesodermale Bildung.

3) Die Elemente des Subösophagealkörpers unterliegen Veränderungen, welche keine andern Elemente des Mesoderms bei den Insekten aufweisen, und zwar vergrößern sie sich stark, werden sehr vacuolenreich, und in dem Plasma dieser Zellen erscheinen viele Körnchen, was alles dafür zu sprechen scheint, daß das Organ eine Bildung sui generis von drüsiger Beschaffenheit ist. Obwohl das Organ bei *Gryllotalpa* und bei andern Orthopteren kein solches topographisches Verhältnis wie bei *Donacia* zeigt, wo Produkte des Subösophagealkörpers direkt dem Dotter anliegen und als drüsige Anhänge des Mitteldarmes gedeutet werden müssen, wie wir es schon oben erwähnt haben, so verdient doch die interessante Tatsache eine besondere Aufmerksamkeit, daß wir in zwei Fällen bei *Gryllotalpa* eine außerordentlich starke Entwicklung des Subösophagealorgans beobachtet haben. Und zwar, ehe noch der Dotter eine Strecke weit hinter dem Stomodäum von der Entodermplatte ventral bedeckt erschien und das Entoderm nur lateral entwickelt war, erstreckte sich in diesen zwei Fällen der sehr ansehnliche, mehrschichtige, in diesem Stadium unpaare Subösophagealkörper so weit nach hinten, daß er den Dotter direkt von der Ventralseite begrenzte, wobei viele seiner Zellen teilweise im Dotter vertieft waren. In der Textfig. 10 sehen wir einen Querschnitt durch den Embryo in der Region der vordersten Partie des Mitteldarmes, wo der Subösophagealkörper (s. o.) in Gestalt einer riesig großen Zellenmasse auftritt und dem Dotter ventral direkt anliegt; er liegt zwischen der Bauch-

nervenkette und dem Dotter; man sieht hier, wie einzelne Zellen des Subösophagealkörpers in den Dotter eindringen, so daß keine scharfe Grenze zwischen beiden Bildungen durchführbar ist; der Bau der Zellen des Subösophagealkörpers ist hier ganz derselbe, wie in andern Stellen des Körpers. Schnitte von derselben Serie, die mehr nach vorn folgen, zeigen uns, daß die erwähnte Zellenmasse direkt in den vorderen Abschnitt des Subösophagealkörpers übergeht, der schon eine ganz normale Lage unter dem Stomodäum hat.

Leider haben wir solche Verhältnisse nur in zwei Fällen bei Embryonen fast desselben Entwicklungsstadiums beobachtet; wir halten sie deshalb für Ausnahmen; denn in andern Fällen erreicht der Subösophagealkörper keine so riesige Größe. Die Fälle scheinen uns aber sehr interessant zu sein, da sie zeigen, daß der Subösophagealkörper eine Tendenz zur stärkeren Ausdehnung und zur teilweisen Begrenzung des Dotters, also zur Bildung einer provisorischen Wand eines Teiles des Mitteldarmes zeigt, obwohl normal die starke und früher erscheinende Ausbildung der ventralen Platte der vorderen Entodermanlage und keine so enorme Entwicklung des Subösophagealkörpers diese temporäre Begrenzung des Dotters unmöglich macht. Die beschriebenen Verhältnisse sind jedoch jedenfalls sehr interessant im Vergleich mit den normalen Verhältnissen, welche Dr. Hirschler bei *Donacia* beschrieben hat.



Textfig. 10.

Querschnitt durch den *Gryllotalpa*-Embryo hinter dem Stomodäum, wo der Subösophagealkörper sehr stark entwickelt war. *d*, Dotter; *e*, Entoderm; *s*, Subösophagealkörper; *n*, Nervenbauchstrang. Oc. 4. C. 16 mm Zeiss.

Was die Quelle der Blutzellenbildung anbelangt, so wissen wir schon aus dem oben Gesagten, daß die Blutkörperchen bei der *Gryllotalpa* vorn aus dem lockeren Teile der Anhäufung des unteren Blattes, welche hinter dem Stomodäum erscheint, entstehen, und hinten auf Kosten der Zellenanhäufung des unteren Blattes sich entwickeln, welche unmittelbar vor dem Proctodäum erscheint.

Wir müssen noch die Frage über die Bedeutung des Mittelstranges des unteren Blattes bei *Gryllotalpa* erörtern, welchem bei andern Insekten der größte Teil der Blutkörperchen ihren Ursprung verdankt.

Wir haben gesehen, daß das untere Blatt sich hauptsächlich aus den seitlichen, verdickten Abschnitten des künftigen Keimstreifens entwickelt, während der mediane, dünnere Abschnitt nur spärliche Zellen produziert. Aus diesen Zellen entsteht nun der mediane Strang des unteren Blattes, der hier sehr schwach im Vergleich zu Verhältnissen bei andern Orthopteren oder Coleopteren (z. B. *Donacia*, *Meloe*) entwickelt ist und einen schwachen, vielfach unterbrochenen Zellenstrang darstellt. Die Zellen dieses letzteren gehen durchweg in die charakteristischen, saftigen Blutzellen über. In dieser Hinsicht hat KOROTNEFF eine richtige Bemerkung gemacht, indem er sich folgendermaßen äußerte: »Unterhalb des Nervensystems, wo die beiden Hälften des Myoblastes zusammenstoßen, werden dessen Elemente locker, lösen sich voneinander und bilden Blutkörperchen.«

Der ganze mediane Blutkörperchenstrang, der sich nach unsern Beobachtungen hauptsächlich von der Zellenwucherung des Mittelfeldes bildet, ist hier, wie gesagt, viel schwächer entwickelt als bei vielen andern Insekten, er geht aber hinten in die große Anhäufung des unteren Blattes über, welche nach der Abgabe der hinteren Mitteldarmepithelanlage in Blutkörperchen übergeht und nach vorn bis zum Subösophagealkörper reicht. Ein Teil der vorderen Zellenanhäufung, die in der direkten Nachbarschaft des subösophagealen Körpers liegt, unterliegt einer Lockerung und bildet gleicherweise Blutkörperchen, wie wir es schon oben gesagt haben. Die entstehenden Blutkörperchen nehmen gewöhnlich zuerst eine etwas birnförmige Gestalt an, was wir auch bei *Phyllodromia* beobachtet haben. Da sie an diesem Orte (hinter dem Stomodäum) in größerer Anzahl entstehen, kann man sie vielfach zwischen den Zellen des Subösophagealkörpers und zwischen demselben und der vorderen Mitteldarmepithelanlage antreffen. In Fig. 11 sehen wir z. B. einige Blutkörperchen im innigen Zusammenhange mit der vorderen Mitteldarmepithelanlage, andre liegen unter dem Stomodäum und zwischen den Elementen des Subösophagealorgans. Wir sehen also, daß auch bei der *Gryllotalpa*, gleicherweise wie bei *Phyllodromia*, ein mittlerer Zellenstrang zwischen den paarigen Anlagen des Mesoderms, d. h. den Anlagen der Cölomsäcke hervortritt; welcher aber hier viel schwächer entwickelt und vielfach unterbrochen ist und in die hintere und vordere größere Anhäufung des unteren Blattes übergeht. Wir haben schon in unsrer Arbeit über *Phyllodromia* Gründe angeführt, weshalb wir den mittleren Strang samt der vorderen und hinteren Zellenanhäufung des unteren Blattes für Entoderm, die seitlichen nur zur Bildung der Cölomsäcke dienenden Teile des unteren Blattes für Mesoderm halten. Da aber bei *Gryllotalpa* der mittlere Strang des unteren Blattes sehr rudimentär ist, ist hier also das sekundäre Entoderm in der Mitte fast durchbrochen und erscheint hauptsächlich im vorderen und hinteren Abschnitte des unteren Blattes, während die seitlichen Teile des mittleren Abschnittes desselben sich zum sekundären Mesoderm differenzieren.

V. Theoretische Erörterungen.

Es ist ein großes Verdienst Heymons', daß er durch seine wichtige und so viel wesentlich Neues enthaltende Arbeit zur näheren Analyse der Entodermbildung bei Insekten manche Forscher angeregt hat.

Seine Verallgemeinerung, daß bei allen pterygoten Insekten das ganze Mitteldarmepithel dem Stomo- und Proctodäum seinen Anfang verdankt, haben manche spätere Forscher nicht bestätigt. So zeigte Noack (12), daß bei den Musciden das sekundäre Entoderm sich vom Blastoderm entwickelt, noch bevor das Stomodäum und Proctodäum zum Vorschein kommen. Er sagt ausdrücklich: »Die Ectodermeinstülpung, welche den Vorderdarm ... liefert ..., entsteht ebenso wie am hinteren Pol erst nach der völligen Versenkung der Entodermanlage in die Tiefe und nach Überwachsung derselben durch das Ectoderm.«

Carrière und Bürger (1) haben weiter bei *Chalicodoma muraria* auf das unzweideutigste nachgewiesen, daß hier eine besondere vordere und hintere Anlage des sekundären Entoderms im Bereich des unteren Blattes entsteht, ehe noch die stomodäale und proctodäale Einstülpung sich zu bilden beginnt. Die Anlage des sekundären Entoderms bleibt noch in verhältnismäßig späten Stadien von dem Blastoderm nicht abgegrenzt, so daß wir hier von einer verspäteten Schließung des Blastoporus am vorderen und hinteren Ende, nach unsrer Meinung, sprechen können.

Bürger drückt sich folgendermaßen aus: »Das Mitteldarmepithel verdankt seinen Ursprung einer vorderen und hinteren Wucherung des Blastoderms. Die Zellen der Wucherung breiten sich um den gesamten Dotter aus. Während beide Wucherfelder noch im Gange sind, erscheint in ihnen eine Einstülpung, die des Vorder- und des Enddarmes.

Während die Einstülpungen entstehen, wandelt sich die oberflächliche Schicht des Wucherfeldes ebenso wie die Einstülpungen auskleidenden, ausschließlich ihre Böden, in Ectoderm um. Diejenigen Zellen des Blastoderms aber, welche den Charakter von Ectodermzellen annahmen, erzeugen keine Zellen mehr, welche in die den Mitteldarm liefernden Wucherungen übergehen. Da die Umwandlung des Blastoderms im Bereich der Wucherfelder im letzten im Boden der Vorder- und Enddarmeinstülpungen erfolgt, so erhält sich hier die Erzeugung von Zellen, die den Mitteldarm liefern, am längsten. Sie erlischt damit, daß auch der Boden jener Einstülpungen zu Ectoderm wird.« Der Mitteldarm entwickelt sich hier also »mit keiner Zelle aus dem Ectoderm«, sondern leitet sich vollständig von Elementen ab, die sich vom Blastoderm abtrennen und ins Tiefe übergehen, die also Elemente des unteren Blattes darstellen.

Sehr ähnliche Verhältnisse beobachtete KARAWAIEW (7) bei *Pyrrhocoris apterus* L. Seine sehr interessante Fig. 36 entspricht unsern photographischen Aufnahmen Fig. 2 und 3, wo in der ganzen mittleren Region des Keimstreifens das untere Blatt (Mesoderm) schon gänzlich vom Ectoderm abgetrennt ist, vorn aber und hinten, d. h. direkt hinter der künftigen Stomodäaleinstülpung und direkt vor der künftigen Proctodäaleinstülpung das untere Blatt eine sehr ansehnliche Zellenanhäufung bildet, welche hier noch nicht vom oberen Blatt abgetrennt ist, und welches letztere hier also noch nicht als Ectoderm, sondern als eine undifferenzierte embryonale Anlage, als Wucherfeld des Blastoderms, genannt werden kann; diese vordere und hintere Zellenanhäufung des unteren Blattes bilden die Anlagen des Mitteldarmepithels, welche bald mit den blinden Enden des sich inzwischen einstülpenden Stomodäums und Proctodäums verwachsen, so daß es irrtümlich scheinen kann, als ob dieselben bloß Produkte des Stomo- und Proctodäums selbst wären. Nach KARAWAIEW sind also ebenfalls die vordere und hintere Anlage des Mitteldarmepithels Produkte des unteren Keimblattes.

Auch SCHWANGART (14) und HIRSCHLER (5) haben ganz unabhängig bei verschiedenen Formen von Lepidopteren nachgewiesen, daß das sekundäre Entoderm, d. h. das Mitteldarmepithel, im Gegensatz zu HEYMONS' Beobachtungen, unabhängig von Stomodäum und Proctodäum entstehen, und HIRSCHLER wies dasselbe bei dem Käfer *Donacia*[1] und bei dem Käfer *Gastroidea viridula* Deg.[1] nach, wo die Anlagen des

---

[1] Die monographische *Donacia*-Arbeit des Dr. HIRSCHLER ist in dieser Zeitschr. Bd. XCII, Heft 4, diejenige über *Gastroidea* ist in den »Bulletins de l'Acad. d. Sciences Cracovie« Februar 1909 erschienen.

Mitteldarmepithels dem unteren Blatte ihre Entstehung verdanken. Wir haben endlich bei *Phyllodromia* beschrieben, daß die Anlagen des Mitteldarmepithels Produkte besonderer Zellenanhäufungen sind, die keineswegs als Auswüchse des Stomo- und Proctodäums betrachtet werden können, sondern dem unteren Blatte zugerechnet werden müssen und die an ganz denselben Punkten des Embryos entstehen, wie bei andern den erwähnten Insekten, d. h. direkt hinter dem Stomodäum und vor dem Proctodäum; teilweise aber entsteht hier das Epithel des Mitteldarmes auch auf Kosten des Mittelstranges des unteren Blattes.

Anderseits können wir nicht daran zweifeln, indem wir uns auf Beobachtungen eines solchen ausgezeichneten Forschers wie HEYMONS stützen, daß in manchen Fällen, z. B. bei manchen Dermapteren, wie *Forficula*, wirklich die Mitteldarmepithelanlagen als Auswüchse der schon vorhandenen Stomo- und Proctodäum in gewissen Entwicklungsstadien vor unsern Augen erscheinen, aber solche Verhältnisse sind, unsrer Meinung nach, sekundärer Natur und lassen sich im Lichte der vergleichenden Embryologie der Insekten als Fälle erklären, in welchen die Bildung der vorderen und hinteren Entodermanlage etwas verspätet ist und die Einstülpungen zur Bildung des Stomo- und Proctodäums etwas früher und etwas mehr proximal zustande kommen, so daß die beiden noch undifferenzierten Keimblätterbezirke, die dem vordersten und hintersten Ende der Gastrulaeinstülpung, also den beiden Enden des Blastoporus (wie sie HIRSCHLER bezeichnet) entsprechen, miteingestülpt werden. Die Keimblätterlehre wird durch solche Ausnahmefälle keineswegs erschüttert.

Diejenigen Forscher, welche annehmen, daß das sekundäre Entoderm sich aus dem unteren Blatte entwickelt, sind entweder der Meinung, daß die vordere und hintere Entodermanlage ganz unabhängig vom Mesoderm entstehen, d. h. lokal und zeitlich von demselben abgegrenzt erscheinen (NOACK, CARRIÈRE und BÜRGER, NUSBAUM und FULINSKI bei *Phyllodromia*), oder daß sich zuerst das untere Blatt, d. h. das Produkt der Einstülpung (oder eines ganz homologen Prozesses), als ein einheitliches Ganzes bildet, welches erst sekundär sich in vordere und hintere Entodermanlage (sekundäres Entoderm) und in das Mesoderm differenziert (KOWALEWSKI, HEIDER bei *Hydrophilus*). Die Differenz zwischen diesen beiden Ansichten halten wir für vollkommen untergeordnet, für ganz unwesentlich; das Wichtigste ist, daß in beiden Fällen aus den Elementen des unteren Blattes, welches dem eingestülpten Teil einer Gastrula, also dem primären Entoderm entspricht, sich sowohl das sekundäre Entoderm, wie auch das Mesoderm bildet. Von diesem Standpunkt ist es uns ganz unbegreiflich, warum Carrière und Bürger auf das Vorhandensein einer distinkten Grenze zwischen den beiden Entodermanlagen und dem Mesoderm ein so großes Gewicht legen. Alle diese Teile sind Produkte der Gastrulaeinstülpung oder eines ganz entsprechenden Prozesses, die Einstülpung kann aber gleichmäßig in der ganzen Länge des Embryos zustande kommen, oder an beiden Enden am spätesten zum Ende gebracht werden, weshalb hier »die Wucherfelder« am längsten sich erhalten.

Die verschiedenen Entwicklungsmodi der Mitteldarmepithelanlagen bei den pterygoten Insekten können, nach unsrer Meinung, durch folgende Übergangsformen schematisch dargestellt werden (Textfig. 11). In allen Figuren ist das Blastoderm bzw. das Ectoderm durch eine Zellenschicht und das Entoderm durch punktierte Felder dargestellt. Die Figuren stellen schematisch Sagittalschnitte durch ventrale Teile des Embryos dar. Das Mesoderm wurde nicht dargestellt.

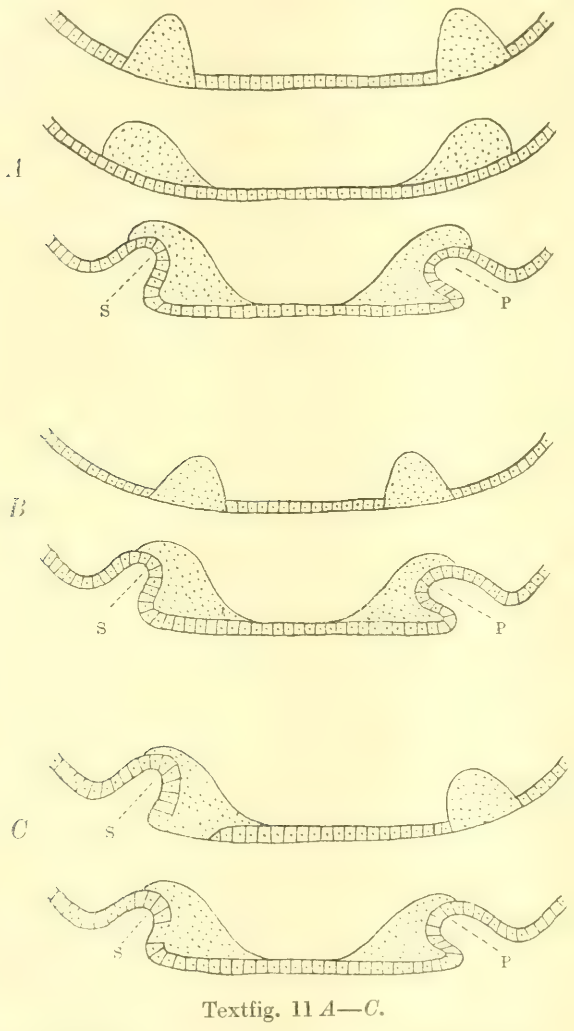
1) Erster Typus: Zuerst erfolgt eine vollkommene Abtrennung der beiden (d. h. der vorderen und hinteren) Anlagen des sekundären Entoderms vom Blastoderm, und erst nachher erscheinen Einstülpungen des Stomo- (*S*) und Proctodäums (*P*); Textfig. 11 *A* (z. B. bei den Musciden nach Noack und bei dem Käfer *Donacia* nach Hirschler).

2) Zweiter Typus: Zuerst erscheinen die vorderen und hinteren Entodermanlagen; während sich aber diese vom Blastoderm noch nicht vollkommen abgetrennt haben, erfolgen die Einstülpungen des Stomo- und Proctodäums, mit denen die Entodermanlagen verwachsen. Textfig. 11 *B* (z. B. bei *Pyrrhocoris* nach Karawaiew).

3) Dritter Typus. Vorn erscheint gleichzeitig die Anlage des Entoderms und direkt vor demselben die Stomodäaleinstülpung, wobei die Anlage etwas miteingestülpt wird; hinten erscheint zuerst die Anlage des Entoderms und erst etwas später die Einstülpung des Proctodäums; es tritt bald ein Zusammenwachsen der Entodermanlagen mit Stomo- und Proctodäum ein. Fig. 11 *C* (z. B. bei *Gryllotalpa* nach unsern Beobachtungen).

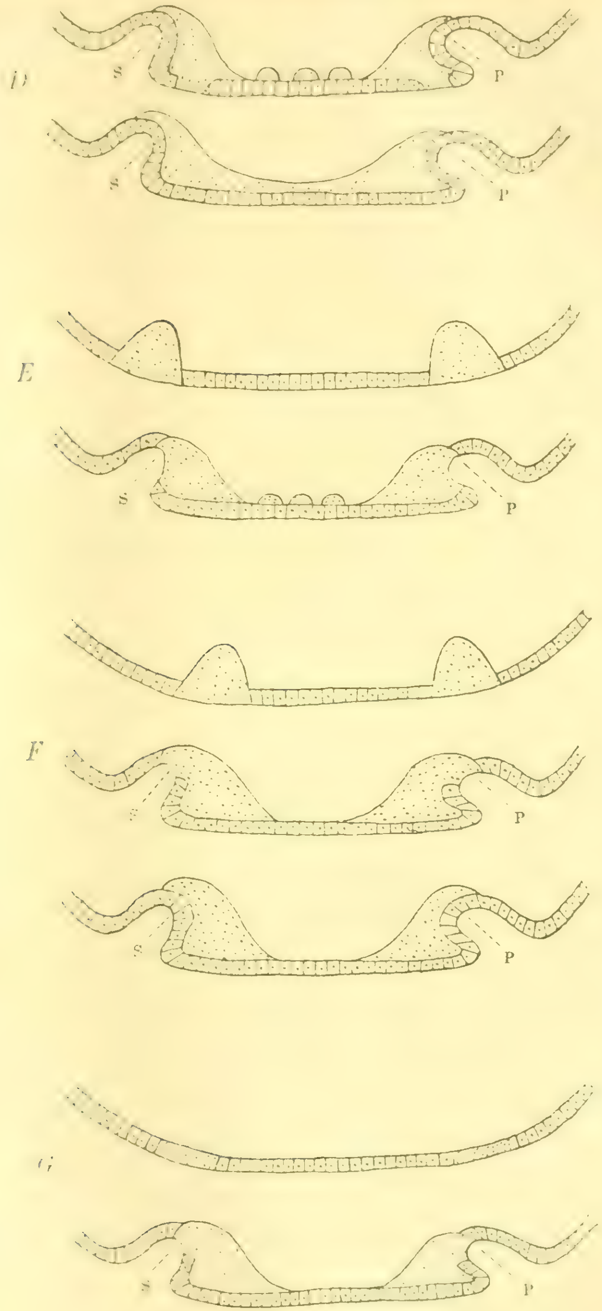
4) Vierter Typus. Fast gleichzeitig erscheinen vorn die Stomodäaleinstülpung und direkt hinter derselben die vordere Entodermanlage, hinten die Proctodäaleinstülpung und vor derselben die hintere Entodermanlage. Auch der Mittelstrang des unteren Blattes beteiligt sich an der Bildung des Epithels des Mitteldarmes. Textfig. 11 *D* (z. B. bei *Phyllodromia* nach unsern Beobachtungen).

5) Fünfter Typus. Zuerst erscheinen die beiden Entodermanlagen; bevor dieselben aber noch vom Blastoderm abgetrennt werden, erfolgen vor der vorderen und hinter der hinteren Anlage die Einstülpungen des Stomo- und Proctodäums, so daß die Wucherungsfelder teilweise auf dieselben übergehen. Außerdem beteiligt sich auch der mittlere Entodermstrang an der Bildung des Epithels des Mitteldarmes. Textfig. 11 *E* (z. B. bei dem Käfer *Gastroidea* nach J. Hirschler).



Textfig. 11 *A—C*.

Schemata zur Erläuterung der Entodermbildung bei verschiedenen pterygoten Insekten. Erläuterung im Text.



Textfig. 11 *D—G.*

Schemata zur Erläuterung der Entodermbildung bei verschiedenen pterygoten Insekten. Erläuterung im Text.

6) Sechster Typus. Zuerst erscheinen die beiden Entodermanlagen; bevor noch dieselben sich vom Blastoderm abtrennen, erfolgen unter ihnen die Einstülpungen des Stomo- und Proctodäums, welche diese Anlagen vertiefen und an ihren Böden noch eine gewisse Zeit Entodermzellen proliferieren (erst nach der Beendigung dieser Proliferation wird die Wand der betreffenden Stelle des Stomo- und Proctodäums zum Ectoderm, was sich auch auf den vorigen Fall bezieht). Textfig. 11 *F* (z. B. nach CARRIÈRE und BÜRGER bei *Chalicodoma muraria*).

7) Siebenter Typus. Die Wucherungsfelder des Blastoderms bleiben an beiden Enden des Blastoporus eine längere Zeit latent. Erst nachdem die Einstülpung des Stomo-,und Proctodäums an denselben Stellen erfolgt, deren Böden noch nicht den Charakter des Ectoderms besitzen, beginnt die Proliferation dieser Felder, nach deren Beendigung die Wände dieser Einstülpungen in ihrem ganzen Verlaufe den Charakter des Ectoderms erhalten. Textfig. 11 *G* (z. B. bei *Forficula* nach HEYMONS).

Bei den Apterygoten soll nach HEYMONS das Mitteldarmepithel den Dotterzellen seinen Anfang verdanken. Wie sollen wir, falls diese Behauptung sich als richtig erweisen wird, die Verhältnisse bei den Apterygoten mit denjenigen bei den pterygoten Insekten vergleichen? Die Produkte der Furchung, d. h. die Blastomeren, die bei den Insekten zuerst im Dotter liegen, unterliegen früh einer Differenzierung im Sinne ihrer weiteren formativen Bedeutung. Manche von ihnen stellen die künftigen Geschlechtszellen dar, die bekanntlich sehr früh im Blastoderm erscheinen, andre behalten die Anlagen für das Ectoderm, noch andre für das Entoderm oder für mesodermale Bildungen. Die ectodermalen Zellen bedecken beim Herauswandern aus dem Dotter die dorsale Seite und die lateralen Teile der Eioberfläche, die ento- und mesodermalen bleiben an der Ventralfläche liegen, wo so frühzeitig die Platte erscheint, welche sich bald einstülpt. Solche Verhältnisse sind für die pterygoten Insekten charakteristisch. Bei den Apterygoten dagegen bleibt ein Teil der Blastomeren längere Zeit im Dotter liegen, und zwar sind es diejenigen Zellen, welche das Epithel des Mitteldarmes liefern, welche aber bei den Apterygoten gleicherweise nach der Oberfläche wandern. Die Libelluliden scheinen nach Frau TSCHOUPROWA-HEYMONS und nach R. HEYMONS ein Übergangsstadium zwischen den apterygoten und pterygoten Insekten darzustellen.

Bei allen Insekten bleibt aber ein Teil der Blastomeren als ganz undifferenzierte Zellen im Dotter übrig, um die Rolle der Vitellophagen zu spielen und einem Zerfallen zu unterliegen. Die Vitellophagen der Insekten als Entoderm zu bezeichnen, halten wir für ganz unberechtigt, und das um so mehr, weil auch bei sehr vielen Crustaceen außer den gut ausgesprochenen Entoderm- und Mesodermelementen undifferenzierte und zugrunde gehende Vitellophagen im Dotter hervortreten.

Lemberg, im Februar 1909.

Benutzte Literatur.

1. J. Carrière u. O. Bürger, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.). Abhand. d. K. Leop. Carolin. Deutschen Akad. d. Nat. Bd. LXIX. 1898.
2. V. Graber, Beiträge zur vergleichenden Embryologie d. Insekten. Denkschriften Kais. Akad. Wiss. Wien. 1891 und Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Ibidem 1890.
3. K. Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. Jena 1889.
4. R. Heymons, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren u. Orthopteren. Jena 1895.
5. J. Hirschler, Die Embryonalentwicklung der Lepidopteren (Catocala nupta u. C. fraxini). Polnisch. Archiwum naukowe. Lemberg 1907.
6. — Über leberartige Mitteldarmdrüsen und ihre embryon. Entwicklung bei Donacia. Zool. Anzeiger 1907. Auch diese Zeitschrift Bd. XCII.
7. W. Karawaiew, K embrionalnomu razwitiu Pyrrhocoris apterus L. Kiew 1893. (Russisch.)
8. A. Korotneff, Die Embryologie der Gryllotalpa. Diese Zeitschr. 1885.
9. — Die Entstehung d. Mitteldarmes bei den Arthropoden. Biolog. Centralblatt 1894.
10. A. Kowalewsky, Embryol. Stud. a. Würm. u. Insekten. Mém. Acad. St. Pétersbourg 1871.
11. — Zur embryon. Entw. d. Musciden. Biol. Cent. 1886.
12. W. Noack, Beiträge zur Entwicklungsgeschicht der Musciden. Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.
13. J. Nusbaum u. B. Fuliński, Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei Phyllodromia germanica. Zool. Anzeiger 1906.
14. F. Schwangart, Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.
15. W. Wheeler, The Embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morphology. Vol. III. 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen stellen mikrophotographische Aufnahmen der Präparate dar; bei den meisten Aufnahmen war die Vergrößerung etwa 300; nur die Fig. 9 und 17 sind stärker vergrößert, und die Fig. 14 und 22 stellen sehr schwache Vergrößerungen dar.

b, Blutzellen; *g*, Geschlechtszellen; *m*, Mitteldarmepithelanlage (sekundäres Entoderm); *P*, Proctodäum; *S*, Stomodäum; *So*, Subösophagealkörper.

Tafel XVII und XVIII.

Fig. 1. Querschnitt durch die Hälfte der Keimstreifenanlage, im Stadium der Bildung des unteren Blattes; rechts der Mittelstreifen, links der linke Streifen (Verdickung des Blastoderms).

Fig. 2. Ein Teil eines Sagittalschnittes durch die Geschlechtsgrubenanlage und die hintere Mitteldarmepithelanlage.

Fig. 3. Von derselben Schnittserie wie die Fig. 2, Sagittalschnitt durch das Stomodäum und hinter demselben (*m*) die vordere Mitteldarmepithelanlage.

Fig. 4—9. Sagittalschnitte durch das Stomodäum (Fig. 4 aus einer andern Schnittserie, Fig. 5—9 aus derselben Schnittserie); rechts ist das vordere, links das hintere Ende des Embryos in allen Präparaten.

Fig. 10—13. Sagittalschnitte aus derselben Schnittserie durch das Stomodäum, ein älteres Stadium, als in Fig. 4—9; auch hier entspricht die rechte Seite der Aufnahme dem vorderen und die linke dem hinteren Ende des Embryos.

Fig. 15 und 16. Teile der Sagittalschnitte durch das Proctodäum und die hintere Entodermanlage, aus derselben Schnittserie wie die Fig. 10—13; hier ist die rechte Seite der Aufnahme gegen das Vorderende des Embryos gerichtet, die linke gegen das hintere.

Fig. 14. Querschnitt durch das blinde Ende des Stomodäums und dessen Grenzlamelle (oben neben dem Dotter).

Fig. 17. Sagittalschnitt durch die Übergangsstelle des Stomodäums in die Mitteldarmepithelplatten.

Fig. 18 und 19. Querschnitte durch das Stomodäum und die vordere Mitteldarmepithelanlage.

Fig. 20 und 21. Sagittalschnitte durch das Stomodäum und die vordere Mitteldarmepithelanlage.

Fig. 22. Sagittalschnitt durch das Stomodäum und Mitteldarmepithelanlage; schwache Vergrößerung.

Fig. 23 und 24. Querschnitte durch das vordere Ende des Proctodäums (Fig. 23) und das hintere Ende des Stomodäums (Fig. 24) von Embryonen fast desselben Alters (*Mg*, MALPIGHIsche Gefäße).

Fig. 25. Sagittalschnitt durch die hintere Anlage des Entoderms (Mitteldarmepithels) und des unter derselben sich einstülpenden Proctodäums.

Fig. 26 und 28. Sagittalschnitte durch die frühe Anlage des Stomodäums und der vorderen Entodermanlage; Fig. 26 näher der Medianebene, Fig. 28 ganz lateral.

Fig. 27. Sagittalschnitt durch das Proctodäum.

Die Leuchtorgane von Anomalops katoptron und Photoblepharon palpebratus, zwei Oberflächenfischen aus dem Malaiischen Archipel.

Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie der Leuchtorgane der Fische.

Von

Dr. Otto Steche
(Leipzig).

Mit Tafel XIX—XXI und 5 Figuren im Text.

Diese Arbeit diente in gekürzter Form als Habilitationsschrift.

Die Leuchtorgane der Fische sind in den letzten Jahrzehnten Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen, seit die verschiedenen Tiefsee-Expeditionen kennen gelehrt hatten, wie weit verbreitet sie unter den tiefere Wasserschichten bewohnenden Formen sind. Diese Arbeiten (es sind hier vor allem die älteren Untersuchungen von Leydig, Ussow, Emery und von Lendenfeld zu nennen, aus neuester Zeit Brauer, Chiarini, Gatti, Johann und Greene) haben uns jetzt über die Morphologie der Organe eine ziemlich genaue Kenntnis verschafft; sehr unvollkommen dagegen sind noch unsre Vorstellungen von ihrer Funktion, da sich zur Beobachtung lebender Tiere nur sehr selten Gelegenheit bot und auch diese Exemplare sich meist in abnormen Verhältnissen befanden. Bei einem Besuche im Malaiischen Archipel während des Winters 1906/07 hatte ich Gelegenheit, zwei Fische kennen zu lernen und ziemlich eingehend zu beobachten, die mit sehr starken Leuchtorganen ausgestattet sind. Diese von mir untersuchten Tiere sind Bewohner der oberen Wasserschichten; ich konnte sie frei in ihrem Element beobachten und längere Zeit in Gefangenschaft am Leben halten. Die so gewonnenen Resultate geben also Aufschluß über die Funktion der Leuchtorgane unter normalen Lebensbedingungen; von hier aus lassen sich dann unter Ausnutzung der anatomischen Vergleichung auch Schlüsse über die Verwendung der entsprechenden

Organe bei Tiefseefischen ziehen. In dieser Kombination physiologischer Beobachtungen mit morphologischen Untersuchungen an gut konservierten Präparaten erblicke ich den Hauptwert der vorliegenden Arbeit, um so mehr, da, wie wir sehen werden, die Organe morphologisch einen interessanten Übergangstypus darstellen.

Der Fundort der von mir beobachteten Tiere ist die Inselgruppe von Banda. Sie liegt fast im Centrum des Malaiischen Archipels, südlich von der bekannten Insel Amboina. Ozeanographisch ist sie interessant durch ihre isolierte Lage in einem sehr tiefen Meeresbecken. Sie stellt offenbar den Rest eines großen untergesunkenen Vulkankegels vor. Der Krater wird jetzt vom Meere ausgefüllt, um ihn ragen als Reste der alten Umwallung mehrere kleine Inseln über den Wasserspiegel empor, meist nur wenige Meter, bis auf einen etwa 600 m hohen, jetzt noch tätigen Vulkan. Das ehemalige Kraterbecken ist im allgemeinen sehr flach, nur wenige Meter tief. Nur eine Rinne tieferen Wassers zieht sich hindurch, die Insel umgreifend, die den jetzt noch tätigen »Gunong Api« trägt. Sie mündet auf beiden Seiten in das tiefe, die ganze Gruppe umgebende Meer, und stellt somit einen Kanal dar, der von kleineren Schiffen als Durchfahrt benutzt werden kann. Aber auch seine Tiefe beträgt durchschnittlich nur 15—30 Meter. In der Umgebung der Inselgruppe fällt der Grund ringsum steil in Tiefen unter 4000 Meter ab.

Der Boden des Kraters ist in seinen flachsten Partien von feinem Sande bedeckt, in und auf dem eine ganz specifische Fauna von Asteriden, Ophiuren, Synapten, Polychäten, Crustaceen, Jugendformen von Fischen usw. ihr Wesen treibt. Dort, wo stärkere Strömung herrscht, tritt das vulkanische Gestein frei zutage, und hier hat sich eine üppige Korallenfauna entwickelt, die nun ihrerseits wieder Versteck und Nahrungsquelle für eine ganz andre Tiergemeinschaft bietet, unter der dem Beobachter besonders die wundervoll gefärbten und gezeichneten Fischformen aus den verschiedensten Gruppen auffallen, die seit RUMPHIUS' Zeiten die Malaiischen Gewässer berühmt gemacht haben. Diese Korallen bedecken nun vor allem Wände und Grund des oben beschriebenen Kanals, in dem durch den Gezeitenwechsel stets eine lebhafte Strömung herrscht. Diese Stellen bilden auch den Aufenthaltsort für die beiden leuchtenden Fischformen *Photoblepharon palpebratus* und *Anomalops katoptron*. Sie sind dort keineswegs selten und den Einwohnern sehr gut bekannt. Gleich in der ersten Nacht, als ich zu ihrer Beobachtung ausfuhr, konnte ich etwa 20 *Photoblepharon* und zwei *Anomalops* im Umkreise von wenigen 100 Metern feststellen, und auf meinen Wunsch, die Tiere lebend zu erhalten, brachten mir die Fischer am nächsten Tage etwa zehn von jeder Art. An Material war also kein Mangel, leider habe ich es zur Mitnahme gut erhaltener Exemplare nicht hinreichend ausgenutzt. In der Gewißheit genügenden Vorrates wartete ich mit dem Einsammeln einer größeren Menge bis zu den letzten Tagen; da war stürmisches Wetter und die Fischer wegen der Weihnachts- und Neujahrsfeier schwer zur Arbeit zu bekommen. So mußte ich mich mit den Exemplaren begnügen, die mir zu Versuchszwecken gedient hatten. Sie waren fast alle dadurch beschädigt, daß die Tiere in der Gefangenschaft sich gegenseitig die Flossen abgenagt hatten.

Der Fang der Tiere macht keine Schwierigkeiten. Sie gehen leicht an die Angel, die mit kleinen Meerestieren als Köder versehen wird. Die gefangenen Tiere werden in Behälter getan, die aus dem Stengelgliede eines dicken Bambus bestehen. Ein solcher Köcher wird mit ein paar seitlichen Löchern versehen, oben und unten verschlossen und dann auf den Grund des Meeres versenkt an Stellen, wo die Fische auch frei vorkommen. An ihm wird ein Schwimmer befestigt, der es gestattet, den Köcher jederzeit wieder zu finden und nach Bedarf Fische zu entnehmen. Die Tiere halten sich darin ganz gut, bis zu mehreren Tagen. Das Verfahren ist deswegen so ausgebildet, da die beiden Leuchtfische von den Malaien selbst als Köder verwendet werden, in einer sehr eigentümlichen Weise, die auf die Funktion der Leuchtorgane einen wichtigen Rückschluß zuläßt. Es werden nämlich die Leuchtorgane dem lebenden Fische ausgeschnitten, was sich bei ihrer Lage leicht tun läßt, ohne sie stärker zu verletzen, und oberhalb des eigentlichen Köders an der Angel befestigt. Das Licht erhält sich auch an den isolierten Organen einige Zeit, bei *Photoblepharon* angeblich eine ganze Nacht, bei *Anomalops* einige Stunden. Die Fischer fangen auf diese Weise außerhalb des Kraterbeckens im tiefen Wasser größere Raubfische, auf die das Licht anlockend wirkt.

Der Aufenthaltsort beider Formen ist verschieden, eine Tatsache, die auch den Malaien bekannt ist und von ihnen durch die Namen der Fische zum Ausdruck gebracht wird. Sie bezeichnen nämlich den *Photoblepharon* als Ikan leweri batu, d. h. Steinfisch, den *Anomalops* dagegen als Ikan leweri ayer, d. h. Wasserfisch. Dementsprechend haben wir in *Photoblepharon* eine Grundform, die hauptsächlich zwischen den Korallenfelsen steht und auf Beute lauert, während *Anomalops* beweglicher ist und im freien Wasser schwimmend seine Nahrung sucht. Dieser Lebensweise entspricht auch der Bau beider Arten. *Photoblepharon* ist höher, kürzer und gedrungener, *Anomalops* dagegen mehr cylindrisch und länger. Die Lebensweise beider Formen ist räuberisch.

Ihre Nahrung besteht, soweit sich das nach meiner Rückkehr aus dem Mageninhalt feststellen ließ, aus all den kleinen Bewohnern der Korallengründe, vorwiegend Crustaceen.

Der erste Abend, an dem ich Gelegenheit hatte, die Tiere lebend und in Freiheit zu beobachten, bescherte mir einen der großartigsten Eindrücke auf meiner ganzen Reise. Von meiner Wohnung aus gelangte man mit einem Ruderboot in wenigen Minuten zu der mehrfach erwähnten tieferen Rinne, in der die Tiere vorkommen. Als wir uns vorsichtig näherten, zeigte sich schon aus größerer Entfernung ein schnell beweglicher leuchtender Gegenstand. Der grünlichweiße Lichtstrahl, der von ihm ausging, glich am ersten dem Reflex des Mondes auf dem Wasserspiegel; so wie dort schienen auch hier eine Reihe von leuchtenden Punkten über die leicht gekräuselten Wellen zu tanzen. Der leuchtende Körper veränderte schnell seinen Ort; als er in unsre Nähe kam, erwies er sich als ein schwimmender *Anomalops*. In seltsam verschlungenen, unregelmäßigen Kurven bewegte sich das Tier eine Zeitlang in der Umgebung unsres Bootes. Während dieser Zeit wurde das Leuchten rhythmisch unterbrochen, etwa so, daß nach 10 Sekunden Aufleuchten eine Pause von 5 Sekunden Dunkelheit eintrat. Die ganze Erscheinung glich in auffallender Weise dem Benehmen der Lampyriden mit intermittierendem Leuchten, die sich ebenfalls durch einen ganz unregelmäßigen Zickzackflug auszeichnen, die tropischen fast noch mehr als unsre europäischen Formen.

Eine kurze Strecke weiter kamen wir an den Rand des Kanals und fanden dort eine ganze Gesellschaft von *Photoblepharon*. Der einzig mögliche Vergleich für die Wirkung ihrer Leuchtorgane ist der mit einer Illumination durch Glühlämpchen. Die Tiere standen in ziemlich geringen Abständen zwischen den Korallenblöcken, deren Umrisse bei ihrem Licht ganz schwach erkennbar waren, unbeweglich und ohne die Intensität ihres Lichtes im geringsten zu verändern. Wir hielten uns etwa eine halbe Stunde an jener Stelle auf, und während dieser ganzen Zeit war kein Wechsel auf der Szene zu bemerken. An den in Gefangenschaft gehaltenen Tieren konnte ich später beobachten, daß das Leuchten auch beitage in gleicher Weise ungeschwächt fortdauert. Es ergab sich dabei ferner, daß auch *Anomalops* ein ganz konstantes Leuchten zeigt. Der rhythmische Wechsel des Lichtes kommt bei ihm zustande dadurch, daß das ganze Organ durch Drehung abgeblendet wird. Beide Fische verhalten sich also trotz des so verschiedenen Effektes im Prinzip der Lichterzeugung völlig gleich. *Photoblepharon* besitzt übrigens ebenfalls eine Abblendungsvorrichtung, eine lidartige schwarz pigmentierte Hautfalte, die vor das Leuchtorgan hoch gezogen werden kann; ich habe aber unter normalen Verhältnissen nie gesehen, daß er davon Gebrauch gemacht hätte. Über die Einflüsse mechanischer und chemischer Reize auf den Leuchtvorgang wird später im physiologischen Teil genauer zu sprechen sein, hier sei nur bemerkt, daß sich auf keine Weise eine Erhöhung der Intensität oder eine Änderung im Charakter des Leuchtens herbeiführen ließ.

Weitere Angaben über die Lebensweise, besonders über die wichtige Frage der Fortpflanzung und Entwicklung zu machen, bin ich leider außerstande. Die Tiere, die ich gefangen habe, waren zum Teil mit völlig ausgebildeten Geschlechtsprodukten erfüllt, ferner befanden sich halberwachsene darunter; Jugendstadien habe ich jedoch nicht gesehen. Ich habe mehrfach die betreffenden Stellen abgefischt, und zwar in der Weise, daß durch giftige Pflanzensäfte die Fische betäubt und an die Oberfläche gebracht wurden, die einzige rationelle Methode, um die Bewohner dieser Korallenwirrnisse zu erhalten. Niemals habe ich dabei ein Tier gefunden, das sich irgendwie in die Entwicklungsreihe eines der beiden Fische einfügen ließe. Auch von den Fischern bekam ich darüber keine Auskunft, dagegen berichteten sie, daß die Tiere das ganze Jahr dort vorkämen. Diese Angabe ist wichtig, weil sie geeignet ist, dem Einwurfe zu begegnen, der mir gelegentlich eines Vortrages vor der deutschen zoologischen Gesellschaft gemacht wurde. Dort wurde nämlich in der Diskussion bemerkt, es könne sich bei diesen beiden Formen um Tiefseefische handeln, die nur zur Laichzeit in die oberflächlichen Regionen emporstiegen. Neben verschiedenen andern Gründen ist diese Angabe über ein gleichmäßiges Auftreten der Leuchtfische zu allen Jahreszeiten der beste Gegenbeweis gegen diese Annahme.

Morphologischer Teil.

Beide in Rede stehenden Fische sind der Wissenschaft schon seit länger bekannt. Der eine ist zuerst als *Sparus palpebratus* von BODDAERT beschrieben, der andre als *Heterophtalmus katoptron* von BLEEKER in seinem berühmten Werke über die Fische Niederländisch-Indiens, sogar eine Abbildung findet sich dort. Beide Beobachter haben auch das Leuchtorgan bemerkt, aber seine Funktion nicht erkannt; zu jener Zeit war ja das Vorkommen von derartigen Gebilden bei Fischen noch nie beobachtet. BODDAERT hat das Organ als eine Schutzklappe aufgefaßt, zum Schirm gegen mechanische Verletzungen bei dem Leben zwischen Korallen. Lacepède macht daraus eine Abblendungsvorrichtung gegen die heftigen tropischen Sonnenstrahlen. Bleeker spricht sich gegen diese Auffassung aus, ohne jedoch selbst eine Deutung zu geben, ebenso Kner, der nach ihm dasselbe Tier als *Anomalops graeffei* beschrieb. Günther sprach als erster aus, daß es sich hier um Leuchtorgane handeln könne, allein die Übereinstimmung beider Formen in diesem Punkte bewog ihn, sie zu einer Species zusammenzuziehen, für die er den Namen *Anomalops palpebratus* wählte. Aus dem Jahre 1900 stammt der Bericht eines holländischen Regierungsarztes Vorderman, der 1897 ebenfalls auf Banda Gelegenheit hatte unsre Fische zu beobachten. Er unterscheidet wieder zwei Arten und macht ziemlich ausführliche, durchaus zutreffende Angaben über die Leuchtfunktion.

1899 kam dann die Siboga-Expedition nach Banda, und im Reisebericht von Weber finden wir auch einen längeren Passus über die Leuchtfische. Bei dieser Gelegenheit wird ihre systematische Stellung geklärt und die beiden nicht nur als gesonderte Species geschieden, sondern sogar in zwei Gattungen verteilt: *Photoblepharon* mit der einzigen Species *Photoblepharon palpebratus* und *Anomalops* mit der gleichfalls alleinstehenden Species *Anomalops katoptron*. Die ziemlich beträchtlichen Unterschiede beider Fische schon im äußeren Habitus rechtfertigen diese Trennung vollauf.

Beide gehören in die Familie der Carangiden, was sich schon äußerlich durch die charakteristische Gestaltung der Seitenlinie dokumentiert. Wie bei allen Angehörigen dieser Familie sind die in der Seitenlinie stehenden Schuppen vergrößert und erheben sich prismatisch über die Umgebung.

Photoblepharon palpebratus ist ein ziemlich kleines Tier (Taf. XIX, Fig. 1). Das größte meiner Exemplare mißt 8,3 cm von der Schnauze bis zum Ende der Schwanzflosse, die andern zwischen 7 und 8 cm. Das von Vorderman beschriebene Exemplar hatte 8 cm Länge. Es scheint sich hierbei um ausgewachsene Tiere zu handeln, wenigstens wußten die Fischer auf Banda nichts von größeren Exemplaren. Die Geschlechtsdrüsen waren bei den von mir daraufhin untersuchten Exemplaren wohl entwickelt, die Eier scheinbar fast reif.

Die Körpergestalt ist ziemlich gedrungen und schmal. Die größte Höhe beträgt 3,1 cm, die größte Dicke 1,5 cm. Die einheitliche Rückenflosse zeigt zwei harte und 18 weiche Strahlen, die Afterflosse 1 : 14, die Bauchflosse 1 : 5 Strahlen.

Die Grundfarbe des Körpers ist ein tiefes Schwarzbraun. Die Flossen sind grauschwarz, Kopf und Kiemendeckel haben einen samtschwarzen Ton. Abweichend gefärbt ist die Basis der Brustflossen und der Hinterrand des Suboperculum, die hellbläulich weiß erscheinen. Besonders auffallend ist die Seitenlinie. Die für Carangiden charakteristischen vorspringenden Schuppen erscheinen durchsichtig hell und zeigen einen irisierenden Glanz, der im vorderen Abschnitt der Seitenlinie mehr ins Hellblaue, im hinteren ins Violette spielt. In der Verlängerung der Seitenlinie findet sich auf dem Kiemendeckel ein milchweißer Fleck.

Anomalops katoptron (Taf. XIX, Fig. 2) zeigt demgegenüber folgenden Habitus. Zunächst ist er länger und schlanker. Mein größtes Exemplar erreicht bei einer Höhe von 3,2 cm eine Länge von 10 cm. Nach den Angaben der Fischer sollen die Tiere aber bis gegen 30 cm lang werden. Damit würde auch übereinstimmen, daß das von BLEEKER abgebildete Exemplar 19,5 cm lang ist. Doch hatten meine großen Exemplare schon gut entwickelte Geschlechtsdrüsen. Auch die von VORDERMAN gefangenen Exemplare hatten dieselbe Größe (9,7 cm lang, 2,9 cm hoch, 1,9 cm breit), vielleicht ist dies also doch die Durchschnittsgröße ausgewachsener Tiere.

Die Flossenbildung unterscheidet sich von der bei *Photoblepharon* dadurch, daß die Rückenflosse geteilt ist. Die vordere besteht aus vier harten, die hintere aus einer harten und 15 weichen Strahlen, die Afterflosse zählt 2 : 10, die Bauchflosse 1 : 5 Strahlen.

Die Färbung ist ebenfalls dunkelbraun; an der Rückenflosse ist die basale Partie hellgrau, die distale schwärzlich, die übrigen Flossen sind durchweg grauschwarz, Kopf und Kiemendeckel tiefschwarz. Die Seitenlinie tritt viel weniger hervor, ist gestreckter und nicht vom übrigen Körper abweichend gefärbt.

Diese stumpfe schwärzlichbraune Färbung ist für Oberflächenfische in hohem Maße auffallend. Wir finden sie sonst nur bei in tiefen Wasserschichten lebenden Formen vertreten. Der Bau des Körpers und der Flossen gleicht dagegen durchaus dem Typus der nahe verwandten Oberflächenfische und zeigt keine der charakteristischen Veränderungen, die als Anpassung an das Leben in der Tiefsee aufzutreten pflegen. Es liegt vielleicht am nächsten, die matte schwarze Farbe in direkten Zusammenhang zu bringen mit dem Auftreten der Leuchtorgane, für deren Glanz sie die beste Folie abgibt.

Die Leuchtorgane zeigen bei beiden Fischen in Lage und Bau eine große Ähnlichkeit. Sie liegen unmittelbar unter dem Auge in einer tiefen Grube, die sich als ein Teil der Augenhöhle darstellt. Allem Anschein nach ist diese Grube selbständig ausgebildet und erst sekundär mit der Augenhöhle in Verbindung getreten. Darauf weist hin, daß ihre distale Umgrenzung sich nicht in das normale Oval des Orbitalrandes einfügt, sondern sichelförmig darüber hinausgreift. Proximal, gegen die Schnauzenspitze hin, flacht sich die Grube allmählich ab, so daß dort scheinbar der gewohnte Orbitalrand vorliegt, nur daß er bedeutend weiter ausgreift. Interessant ist nun, daß diesem Aushöhlungsprozeß der infraorbitale Schleimkanal ausgewichen ist. Für gewöhnlich erstreckt es sich bei Carangiden unmittelbar längs dem unteren Augenhöhlenrande. Hier finden wir ihn in ganz analoger Weise entlang dem unteren Rande der Leuchtgrube ziehen. Er ist also um deren Breite nach abwärts gerückt. Daß etwa die Augenhöhle ihren ursprünglichen Umfang gar nicht verändert und das Leuchtorgan sich auf Kosten des Auges Platz geschafft hätte, ist deshalb ausgeschlossen, weil das Auge sogar ungewöhnlich groß ist und eine gewöhnliche Augenhöhle reichlich ausfüllen würde. Das Leuchtorgan muß also zwischen Augenrand und infraorbitalem Schleimkanal entstanden sein und den letzteren mit zunehmender Entwicklung nach abwärts gedrängt haben. Dafür spricht auch der Verlauf der Nerven.

Die Größe des Leuchtorgans ist bei beiden Arten eine relativ ganz enorme. Bei *Photoblepharon* ist sie noch beträchtlicher als bei *Anomalops*. Sie beträgt dort bei meinem größten Exemplar in Länge und Breite 1,1 : 0,5 cm, d. h. mehr als ein Achtel der gesamten Körperlänge! Bei *Anomalops* ist es relativ bedeutend kleiner, 1,0 : 0,4 cm, immerhin noch ein Zehntel der Gesamtlänge.

Die Leuchtorgane beider Formen unterscheiden sich, abgesehen von der Größe, schon äußerlich durch die verschiedenen Abblendungsvorrichtungen. *Photoblepharon palpe[illegible]us* verdankt ihr seinen Namen, er besitzt tatsächlich ein Gebilde, d[illegible]em Augenlide völlig analog ist. Eine tiefschwarze lockere Hautf[illegible]ebt sich vom unteren Rande der Leuchtgrube wie eine untere [illegible]dfalte; emporgezogen bedeckt sie das Leuchtorgan vollständig. Bei *Anomalops* fehlt diese Falte, dafür hat er aber eine besondere Einklappvorrichtung. Er vermag das Organ nach unten einzuschlagen, so daß die leuchtende Fläche gegen den Boden der Augenhöhle gekehrt wird. Die Drehung erfolgt um einen langen Knorpelstiel, der ganz am Vorderende des Kopfes, etwas unterhalb und lateral von den Nasenlöchern am Schädel befestigt ist. Von dort aus zieht er nach hinten unter dem Auge entlang; durch seine Einlagerung wird die oben erwähnte Abflachung der Leuchtgrube in ihrem oralen Teile hervorgerufen. Sein caudales Ende geht in einen Knorpelstab über, der im Leuchtorgan selbst gelegen ist. Auf seiner ganzen Länge ist dieser Knorpelstiel nur von ganz lockerem Bindegewebe umhüllt, also offenbar leicht drehbar.

Der Bewegungsapparat dieses Knorpelstieles ist mir nicht vollkommen klar geworden. Aus einer vollständigen Querschnittserie durch den Kopf von *Anomalops*, der einzigen, die ich aus Materialmangel anlegen konnte, ergibt sich folgendes. Vom Ethmoid zieht an seiner vorderen Spitze ein kräftiger Muskel nach der ventralen Seite des Knorpelstieles. Seine Kontraktion muß den Stiel so drehen, daß die Ventralseite nach innen gehoben wird, dementsprechend das außen gelegene Leuchtorgan ventrad eingeklappt wird. Neben dem Knorpelstiel verläuft in seiner ganzen Länge ein breiter Strang bindegewebig-muskulöser Fasern. Er inseriert an der Schnauzenspitze, ventral vom Knorpel, steigt in seinem Verlaufe allmählich dorsad empor und endet an der dorsalen Spitze des Knorpels im Leuchtorgan. Da sein Verlauf dem Knorpelstiel annähernd parallel ist, so müßte seine Kontraktion eine Biegung des Stieles bewirken, die vielleicht zu einem Aufklappen des Organs führt, dadurch, daß die dorsalen Knorpelpartien nach innen unten gedreht werden. Er würde also als Antagonist des vorigen wirken. Im Hintergrunde der Leuchtgrube, hinter der Mitte des Organs, liegt noch eine eigenartige halbmondförmige gekrümmte Hautfalte, gestützt von einem sehr straffen Bindegewebe. Sie dient vielleicht als eine Art Sprungfeder, die das Organ immer gegen den vorderen Rand der Leuchtgrube angedrückt hält, vielleicht untertsützt sie auch das Aufklappen der Leuchtfläche.

Bei *Photoblepharon* ist das Organ in ähnlicher Weise befestigt, es befinden sich in seiner Umgebung ähnlich verlaufende Muskeln. Trotzdem habe ich an lebenden Tieren niemals ein Einklappen des Organs bemerkt. Die Lidfalte scheint als Abblendungsapparat völlig auszureichen. Wichtig ist jedenfalls, daß beide Organe in gleicher Weise befestigt sind und nur durch diesen einen, im oralen Augenwinkel gelegenen Stiel mit dem Kopfe zusammenhängen. Diese freie Lage der Organe — etwas ganz einzig dastehendes in der Reihe der Leuchtorgane bei Fischen — macht es auch verständlich, daß die Fischer auf Banda sie so leicht für ihre Fangzwecke herauspräparieren können, ohne sie nennenswert zu verletzen.

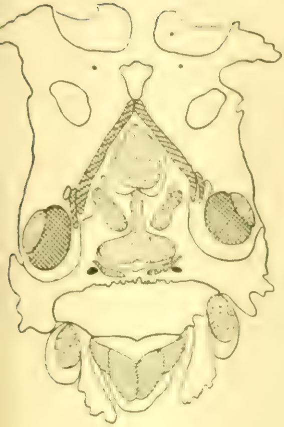
Betrachtet man die herausgenommenen Organe, so ergibt sich ein weiterer Unterschied. Das Organ des *Anomalops* ist sehr regelmäßig geformt; die äußere Fläche ist ziemlich eben, nur ganz wenig nach den Rändern abfallend. Im Umriß stellt sie ein ziemlich längliches Ellipsoid dar (großer zu kleiner Durchmesser — 10 : 4 mm). Der ganze Körper des Organs vergleicht sich am besten mit einer bis zum Rande gefüllten Fleischermulde. Von der leuchtenden Außenfläche, der die obere, offene Seite der Fleischermulde entspricht, krümmen sich die Seitenflächen rings im sanften Bogen gegeneinander und vereinigen sich zu einer wieder fast ebenen, nur wenig konvexen Rückenfläche.

Das Organ von *Photoblepharon* ist bedeutend tiefer und unregelmäßiger in der Form. Dies beruht darauf, daß sich eine Knorpelspange unter der Rückfläche hinzieht, die nicht in der Mittellinie, sondern etwa auf der Grenze des unteren und mittleren Drittels verläuft. Sie verbreitert sich am oralen wie am caudalen Ende zu einer Querspange; die orale geht dann in den Knorpelstiel des ganzen Organs über. Diese Längsspange hat nun überdies nicht überall die gleiche Höhe, sondern zwischen dachfirstartigen Erhebungen an den Enden liegt in der Mitte eine Einsenkung, so daß das Ganze, von der Seite gesehen, Sattelform hat.

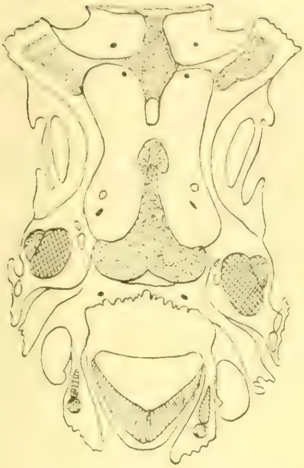
Diese Leuchtorgane liegen in der Augenhöhle unmittelbar unter dem Auge, und zwar so hoch, daß sie mit ihrem oberen Rand bis an den Unterrand der Pupille reichen. Blickrichtung und Richtung der vom Leuchtorgan ausgehenden Strahlen sind annähernd dieselben; der Fisch überblickt also gerade den Lichtkegel seines Scheinwerfers und kann die darin auftauchende Beute sofort wahrnehmen. Damit kein Licht in das Auge selbst fällt, ist die ganze Rückseite des Organs tiefschwarz pigmentiert; ebenso ist die ganze Grube, in der es liegt, schwarz ausgeschlagen, und auch die Lidfalte bei *Photoblepharon* zeigt dieselbe Färbung. Die leuchtende Außenseite dagegen hat eine durchscheinend hellgelbe Farbe, von der sich scharf das Rot einer Anzahl von Gefäßen abhebt, die, einander parallel, allmählich sich verschmälernd, vom unteren Rande gegen den oberen emporziehen.

Der Bau der Leuchtorgane zeigt bei beiden Formen im Prinzip dieselben Verhältnisse. Er ist im Vergleich zu den meisten bei Fischen beobachteten Leuchtorganen sehr einfach und in all seinen Teilen ohne weiteres verständlich.

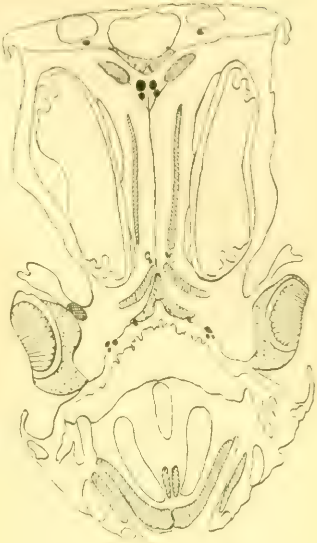
Über die Lagebeziehungen des Leuchtorgans geben am besten die Textfiguren 1—5 Aufschluß, die einer Frontalschnittserie durch den ganzen Kopf von *Anomalops* entnommen sind. Die Leuchtorgane waren beim Einbetten annähernd in normaler Lage aufgeklappt geblieben, vielleicht etwas nach oben gegen die Pupille verschoben. Fig. 1 zeigt einen Schnitt durch die Schnauzenspitze. Man sieht die Nasenhöhlen angeschnitten, darunter den Knorpelstiel des Organs mit einem ihn begleitenden Muskel. Vom Ethmoid zieht gegen das



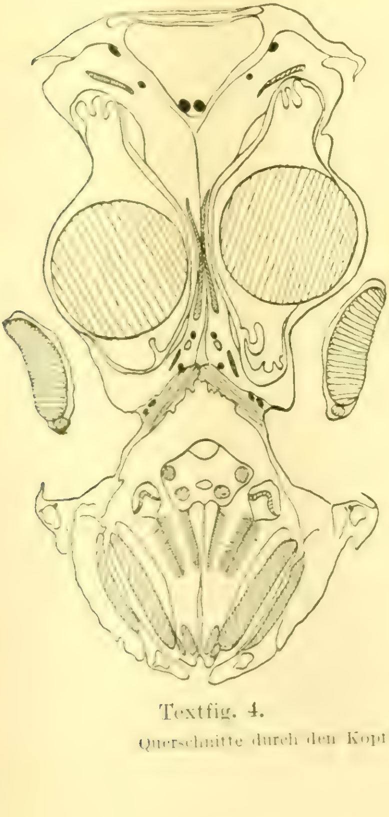
Textfig. 1.



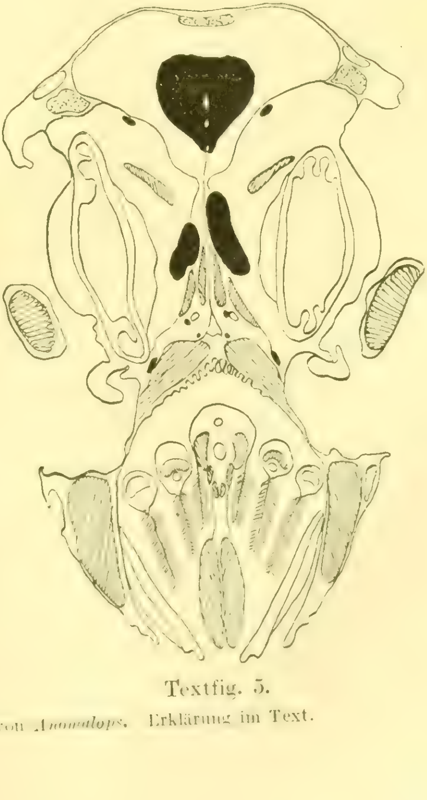
Textfig. 2.



Textfig. 3.



Textfig. 4.



Textfig. 5.

Querschnitte durch den Kopf von *Anomalops*. Erklärung im Text.

Leuchtorgan ein zweiter Muskel herab. Die Leuchtarterie ist zweimal getroffen, da sie, wie weiter unten beschrieben, in ihrem Verlauf eine caudad geöffnete Parabel beschreibt, deren Schenkel hier beide durchschnitten sind. In Fig. 2 tritt auch der Leuchtnerv auf, gerade an seiner Umbiegungsstelle angeschnitten. Unter dem Organ erscheint der suborbitale Schleimkanal, darüber ein Anschnitt des Bulbus. Fig. 3 trifft das Organ bei der Trennung von der Kopfwand. Die den Leuchtkörper umfassende Knorpelkapsel ist quer getroffen, darüber links noch das Ende des Aufklappmuskels. Leuchtnerv und -arterie liegen hinter dem Bulbus im Grunde der Augenhöhle. Auf dem Dache der Mundhöhle verläuft in mehreren Strängen der Ramus maxillaris inferior des Trigeminus. Auf der Dorsalfläche des Schädels erscheinen die mächtigen supraorbitalen Schleimkanäle, darunter der Ramus ophthalmicus N. facialis et trigemini, beide verschmolzen, tiefer der N. olfactorius, die Schädelkapsel durchsetzend. Der in Fig. 4 abgebildete Schnitt geht etwa durch die Mitte des Leuchtorgans und veranschaulicht gut seine Lage zum Auge. Im ventralen Teil ist die Knorpelspange noch etwas angeschnitten. Der suborbitale Schleimkanal läßt den ihn versorgenden Nerven erkennen; auf dem Schädeldach eine Quercommissur der supraorbitalen Kanäle. Das Auge ist ziemlich stark geschrumpft, wie die Faltung der Retina erkennen läßt. Fig. 5 stellt einen Schnitt dar, der durch die Nervi optici kurz hinter deren Eintritt in das Auge geht. Er trifft noch das Ende des Leuchtorgans und zeigt die im Grunde der Augenhöhle liegende Falte.

I. Der Leuchtkörper.

Der Teil des Organs, der die eigentlich leuchtende Substanz liefert, ist eine typische Drüse. Auf dem Schnitt sehen wir die Hauptmasse des ganzen Organs eingenommen von einer großen Zahl von Drüsenschläuchen, die, einander annähernd parallel, von der Rückwand gegen die leuchtende Außenfläche hinstreben (Fig. 3—6). Die Länge dieser Schläuche nimmt regelmäßig von den Rändern des Organs gegen die mittlere Partie hin zu. Bei dem schon oben gebrauchten Vergleich mit einer Fleischermulde würde der Leuchtkörper deren Hohlraum ausfüllen, während die Holzwände vom Reflector dargestellt würden. Man könnte den Leuchtkörper auch beschreiben als ein halbiertes Rotationsellipsoid, wobei die Halbierungsebene der leuchtenden Oberfläche entsprechen würde.

Die Drüsenschläuche liegen eng aneinander gedrängt, nur von spärlichem Bindegewebe umscheidet, in dem Blutgefäße verlaufen.

Unter der Oberfläche angekommen, vereinigen sich immer eine Anzahl von Drüsenschläuchen zu einem gemeinsamen Sammelbecken. Aus dessen Mitte führt ein schmaler Ausführungsgang, Cutis und Epidermis durchsetzend, nach außen. Der Durchmesser der Mündung beträgt 20—30 μ. Diese Poren waren mir bei der ersten eiligen Durchsicht einer schlechten Serie entgangen, bzw. ich hatte sie für Risse im Präparat gehalten. Infolgedessen habe ich in meinem Rostocker Vortrag die Organe als Drüsen ohne Ausführgang bezeichnet, ein Irrtum, den ich hiermit ausdrücklich richtig stellen möchte. Bisher waren — von einer Bemerkung von Brauer abgesehen — nur geschlossene Organe oder solche mit einem Ausführgang bekannt. Hier dagegen haben wir eine ganze Anzahl von Einzelporen, von denen jede einem Bündel von Drüsenschläuchen als Ausfuhröffnung dient. Diese zusammengehörigen Drüsen stellen in ihrer Anordnung etwa einen Cylinder dar, dessen eine schmale Seite auf dem Reflector aufruht, während in der Mitte der andern sich der Ausführungsgang befindet. Letzteres trifft übrigens nicht streng zu, sondern bei manchen, speziell den in den Randpartien gelegenen Drüsengruppen durchsetzt der Ausführungsgang die Cutis und Epidermis in schräger Richtung, dann meist vom Rande gegen die Mitte des Organs gerichtet. Die Anzahl der nebeneinander gelegenen Drüsenschläuche, die auf einem durch die Ebene des Ausführungsganges gelegten, also den Cylinder längs halbierenden Schnitt getroffen werden, beträgt 8—10. Es wäre also richtiger, statt von einer Drüse, von einer Summe von Einzeldrüsen zu sprechen, die zu einem großen Komplex vereinigt sind. Jede Einzeldrüse würde bestehen aus einem kurzen Ausführgang, einem weiten Sammelbecken und davon abgehenden, parallel in die Tiefe steigenden Einzelschläuchen. Will man sie in einen Typus einordnen, so handelt es sich jedenfalls um eine acinöse Drüse, deren Form dadurch modifiziert ist, daß die Acini lang gestreckt und einander parallel geordnet sind. Sie würden unter den Hautdrüsen der Wirbeltiere (denn um modifizierte Hautdrüsen handelt es sich hier sicher) ihr Analogon in den Talgdrüsen finden. Handelte es sich um ein Landwirbeltier, so würde man mit großer Wahrscheinlichkeit von Homologie sprechen können, leider kennen wir von Fischen derartige Drüsengebilde sonst nicht.

Die Anordnung der Einzeldrüsen ist eine ganz regelmäßige, was wohl schon rein mechanisch bedingt ist als Folge der Zusammendrängung auf einen engen Raum. Wir finden infolgedessen auch die Poren in regelmäßigen Abständen, die dem Durchmesser der Einzelcylinder entsprechen müssen, über die Oberfläche zerstreut. Ein Querschnitt des Organs zeigt Wabenstruktur: dicht zusammengedrängte Polygone, etwas abgerundet und unregelmäßig dadurch, daß sich Bindegewebe zwischen die Drüsenschläuche drängt (Fig. 5). In diesem Bindegewebe verlaufen kleine Blutgefäße, ebenfalls in ziemlich regelmäßiger Anordnung. Um jedes derartige Gefäß ordnen sich die Drüsenschläuche in einer Sternfigur, so daß ein sehr zierliches Bild entsteht.

Die Stellung der Drüsenschläuche ist im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche, doch in den Randpartien etwas geneigt, gegen das Centrum konvergierend, entsprechend der Krümmung der Reflectorfläche dieser Bezirke. Doch nicht so stark, daß etwa die Drüsenschläuche auf dem Reflector senkrecht ständen, vielmehr ist der mit der Oberfläche gebildete Winkel weniger spitz als der mit der Reflectorfläche (Fig. 2).

Histologisch bietet der Leuchtkörper durchaus das Bild von Drüsengewebe. Wir sehen die Einzelschläuche erfüllt von Secret, das, im Leben eine völlig durchsichtige Flüssigkeit, bei der Konservierung gerinnt und dann die Form von feinsten Körnchen oder Tröpfchen annimmt. Bei meinen meisten Präparaten liegen sie dicht gedrängt ohne besondere Anordnung, bei einem in Formol konservierten Exemplar von *Photoblepharon* ergibt sich eine schlierenartige Lagerung in Körnchenreihen. Die Beschaffenheit des Secretes ändert sich vom Grunde der Drüsenschläuche bis zum Ausführgang nicht in einer mikrochemisch nachweisbaren Art.

Geliefert wird dies Secret von den die Drüsenschläuche auskleidenden Epithelzellen. Die Secretion erfolgt in der bei holocrinen Drüsen üblichen Weise. In dem dem Lumen zugekehrten Teile des Zellleibes bildet sich ein Secretraum, worin schon dieselben Körnchen wie in dem freien Secret nachweisbar sind. Diese Secretvacuole wächst heran und entleert sich endlich in das Lumen. Bei den von mir angewandten Konservierungsmethoden (Flemmings Gemisch, Alkohol, Formol) ist es in den Präparaten meist sehr schwer, die Grenze zwischen dem körnerhaltigen Protoplasma der Zellen und dem frei im Lumen liegenden Secret zu sehen, so daß die Zellform schwer exakt zu bestimmen ist. Doch kann man sehr gut verfolgen, wie vom Grunde des Drüsenschlauches gegen den Ausführgang sich die Beschaffenheit der Zellen ändert. Dicht über dem Grunde sind sie groß, rundlich und protoplasmareich, mit einem etwa in der Mitte des basalen Teiles gelegenen Kern. Je weiter man nach oben kommt, desto mehr wird das Plasma zugunsten des gebildeten Secretes reduziert. Die entstehende Vacuole drängt den Kern auf die Seite. Anschnitte der Schläuche in der Längsrichtung zeigen dann einen Ring von Protoplasma, in der Mitte eine große Vacuole. Die Grenzen der einzelnen Zellen sind schwer aufzufinden. Je weiter man nach oben kommt, desto mehr erscheinen die Zellen reduziert; endlich vermag man nur noch einen schmalen Belag von Plasma an der Wand des Drüsenschlauches nachzuweisen, in dem sich in großen Abständen flache Kerne finden. Man hat den Eindruck, daß die Zellen bei der Secretbildung verbraucht werden. Damit würde übereinstimmen, daß sich am Grunde des Drüsenschlauches eine Vermehrungszone befindet (Fig. 12—15). Dort liegen große plasmareiche Zellen, ein unregelmäßiges geschichtetes Keimlager bildend, in dem lebhafte Zellteilung herrscht. Die Konservierung reicht nicht aus, um deutliche Mitosebilder zu geben, doch kann man aus der Beschaffenheit der Zellen mit Sicherheit entnehmen, daß hier Teilungen stattfinden, und zwar so lebhaft, daß fast jede Zelle sich in einem Stadium der Mitose befindet. Die Zellen dieser Region unterscheiden sich auch färberisch von den funktionierenden Drüsenzellen; ihr Plasma ist dichter und färbt sich stärker. Besonders bei *Photoblepharon* fand ich im Grunde der Drüsenschläuche oft einige sehr große Zellen, deren Plasma sich mit Orange G intensiv färbte. Ich nahm zuerst an, daß diese Zellen eine specifische Bedeutung hätten, später überzeugte ich mich jedoch durch den Vergleich, daß es sich nur um junge Drüsenzellen handelt. Wir hätten uns also vorzustellen, daß die Drüsenzellen bei der Produktion des Leuchtsecretes allmählich verbraucht werden und daß zu ihrem Ersatz im Grunde der Drüsenschläuche eine fortgesetzte Neubildung stattfindet. Es schieben sich die neugebildeten Zellen langsam an der Wand des Drüsenschlauches empor, dabei die oben geschilderten Stadien durchlaufend. Zwischen den beiden Arten läßt sich in der Lage der Zellkerne ein Unterschied feststellen. Bei *Photoblepharon* sieht man auf Flächenschnitten durch das Organ die Zellkerne ziemlich unregelmäßig an den Wänden der Drüsenschläuche verteilt (Fig. 9, 10); bei *Anomalops* dagegen liegen sie stets in den Ecken der Schläuche, wo sich die größte Plasmamenge zusammendrängt (Fig. 11). Infolgedessen trifft man auf Längsschnitten meist in den oberen Teilen der Drüsenschläuche gar keine Kerne, nur dort, wo ein Bindegewebszug getroffen ist, stehen an den ihm anliegenden Zellwänden die Kerne in einer Reihe untereinander, jeder in einer Plasmaerhebung, die dem Durchschnitt durch einen der oben geschilderten Plasmaringe entspricht.

Ganz plötzlich ändert sich das Bild, wenn wir, die Drüsenschläuche aufwärts verfolgend, an das Sammelbecken und den Ausführungsgang kommen. Dort findet sich überall ein ein- bis zweischichtiges hohes Epithel, das am Ausführungsgang ohne Grenze in das Epithel der äußeren Oberfläche übergeht (Fig. 7, 8).

Der ganze Leuchtkörper liegt in der Tiefe der Cutis eingebettet. Außer durch die Bindegewebszüge, welche sich zwischen den einzelnen Drüsenschläuchen hinziehen, dokumentiert sich das vor allem durch eine starke Bindegewebslage, welche die Außenfläche der Leuchtdrüsen überzieht und nur von den Porengängen durchsetzt wird. In dieser Bindegewebsschicht verlaufen die oben erwähnten, schon im Leben deutlich sichtbaren größeren Gefäße. Auf ihr ruht dann das mehrschichtige äußere Körperepithel. Cutis und Epidermis dieser Gegend sind im Leben völlig klar durchsichtig.

II. Der Reflector.

Nach hinten wird der Leuchtkörper abgeschlossen durch eine breite Zellenlage, die sich schon durch den starken Glanz, den sie noch auf Schnitten zeigt, ohne weiteres als Reflector zu erkennen gibt. Form und Lage dieser Schicht ist schon bei Besprechung der äußeren Gestalt der Organe erwähnt worden. Sie stellt in dem oben gezogenen Vergleich die Mulde dar, in der der Leuchtkörper ruht, bzw. sie bildet die Oberfläche des halbierten Rotationsellipsoides. Wie aus Fig. 6 hervorgeht, ist die Dicke dieser Schicht ziemlich beträchtlich. Im allgemeinen ist sie an allen Stellen etwa gleich stark. Im oralen Teil, dem die größte Menge an Hüll- und Stützgewebe anliegt, erscheint sie etwas breiter, doch sind diese Unterschiede möglicherweise künstlich entstanden.

Bei den beiden Species ist der Reflector ziemlich gleich stark ausgebildet. Im Leben reflektiert er nur das grünliche Licht des Leuchtkörpers und zeigt niemals irisierenden Glanz, wie man das beispielsweise bei Cephalopoden (*Heteroteuthis*) oder im suborbitalen Organ der Stomiatiden beobachten kann. Diese reflektierende Kraft beruht auf der Einlagerung von Guaninkristallen in die ihn zusammensetzenden Zellen. Diese Methode ist bei Fischen nicht ungewöhnlich und schon von mehreren Seiten beschrieben worden. Daß diese Guaninkristalle der Grund für die Reflexion sind, wurde mir ohne meine Absicht dadurch demonstriert, daß bei den Formolpräparaten, wo sie aufgelöst waren, jeder Glanz verschwunden war. Sehr eigenartig ist die Form der Reflectorzellen. Obwohl ich in der Lage war, sie an Exemplaren mit und ohne Guaningehalt zu untersuchen, bin ich über ihre Gestalt doch nicht so recht ins klare gekommen. Auf Längsschnitten hat man zunächst den Eindruck von langen schmalen typischen Bindegewebszellen mit stäbchenförmigen Kernen (Fig. 12, 14). Der Plasmaleib zeigt eine undeutliche Längsstreifung, und zwischen diesen einzelnen Lamellen befinden sich die Lagen von Guaninkörnern. Die beiden Formen unterscheiden sich im Aufbau der ganzen Reflectorschicht insofern, als bei *Anomalops* sofort an der Basis der Leuchtdrüsen Zellschichten liegen, die dicht mit Kristallen erfüllt sind. Der Kristallreichtum nimmt dann nach außen allmählich ab (Fig. 12). Bei *Photoblepharon* umgekehrt. Die obersten Schichten zeigen nur spärliche Einlagerungen; sie nehmen bis zu einem Maximum zu und darauf nach außen wieder etwas ab (Fig. 11). Die Zellschichten liegen bei beiden dem Reflector zunächst am engsten gedrängt, nach außen zu werden sie lockerer. Man sieht dann deutlich, daß sie in welligen Zügen angeordnet sind; stellenweise sind einzelne Abschnitte solcher Züge, die vielleicht aus je einer Zelle bestehen, isoliert (Fig. 16). Züge dieses Reflectorgewebes dringen auch zwischen die Leuchtdrüsen ein, besonders in Begleitung von Gefäßen, bei *Anomalops* tiefer als bei *Photoblepharon*. Chemisch den Nachweis zu führen, daß es sich um Guanin handelt, war mir leider nicht möglich, da die Kristalle nur an zwei Exemplaren erhalten waren, deren Leuchtorgane ich bereits in Schnitte zerlegt hatte. Unter dem Polarisationsmikroskop zeigten sie jedoch sehr deutliche Doppelbrechung, wie sie für die Guanineinlagerungen im Tapetum des Auges bekannt ist. Eine bestimmte Orientierung der Kristalle ließ sich dabei nicht feststellen.

Untersucht man nun Querschnitte der Organe, so findet man nicht, wie zu erwarten war, auch Querschnitte von typischen Bindegewebszellen, sondern das Bild gleicht ganz dem der Längsschnitte. Wieder finden wir ganz schmale Zellbänder mit flachen, scheinbar längs gestreckten Kernen; dem Zellleibe eingelagert Reihen von Guaninkörnchen, zwischen denen sich Faserzüge ausspannen (Fig. 13, 15). Durch Kombination dieser beiden Bilder wird man zur Vorstellung von flachen, aber rundlichen oder eckigen, jedenfalls in Länge und Breite annähernd gleich ausgebildeten Zellen geführt. Damit würde das Bild übereinstimmen, das man auf Schnitten findet, die parallel zur Oberfläche des Leuchtorgans geführt sind (Fig. 17). Man sieht dort auf Präparaten, in denen das Guanin aufgelöst ist, eine Anzahl von ovalen Kernen, deren Tiefendurchmesser sehr gering ist, wie sich beim Focusieren zeigt. Sie entsprechen den langgestreckten schmalen Kernen der andern Schnittrichtung. In ihrem Umkreis finden sich helle Räume, in denen man schattenhafte Reste der Guaninkörner erkennen kann. Sie werden durchzogen von spärlichen verzweigten Fibrillen, die vielfach ein weites Netzwerk zu bilden scheinen, in dessen einzelnen Maschen die Kerne liegen. Zellgrenzen sind mit Sicherheit auf keinem der Präparate zu erkennen, daher auch die Ungewißheit über die Richtigkeit der hier vorgetragenen

Auffassung. Derartig gestaltete Zellen sind für Bindegewebe recht ungewöhnlich, und um Bindegewebszellen muß es sich hier unbedingt handeln. Ähnliche Bilder findet man stellenweise bei den Reflectoren der Leuchtorgane von Cephalopoden.

Eine eigenartige Form von Zellen findet sich noch bei *Anomalops* im unteren Drittel des Organs. Dort sieht man auf Querschnitten außerhalb des Reflectors zwischen ihm und dem Pigmentmantel eine Anzahl Zellen aufgereiht, die bei dieser Schnittführung als schmale Rechtecke erscheinen, die parallel zu den langen Seiten eine feine Längsstreifung zeigen. Zwischen diesen Längsstreifen liegen wenige lange stabförmige, stark lichtbrechende Gebilde eingelagert (Fig. 18). Sie sind größer und länger als die Guaninkörner des eigentlichen Reflectors. Die schmalen Seiten der Zellen sind dem Pigment bzw. dem Reflector zugekehrt, mit den langen Seiten berühren sich die Zellen gegenseitig. Sie liegen in einer Schicht nebeneinander. Diese umfaßt zunächst den gegen die Oberfläche aufgebogenen Teil des Reflectors und lagert sich dann auch dem unteren Teil der Leuchtfläche vor, sich zwischen Epithel und die gewöhnliche Cutis einschiebend. Bei *Photoblepharon* habe ich nichts derartiges gefunden.

III. Pigmentgewebe.

Den Abschluß des ganzen Organs nach außen bildet ein Mantel von Pigmentgewebe, es allseitig umgreifend und nur die Leuchtfläche freilassend. Das Pigment findet sich sowohl im Bindegewebe wie im Epithel (Fig. 19). Im Bindegewebe liegen subepithelial Züge von mehr oder weniger lang gestreckten, unregelmäßig gestalteten verzweigten Zellen, die ganz mit braunen Körnchen erfüllt sind. Sie drängen sich meist so dicht, daß der Zellkern gar nicht sichtbar wird. Ihre Form ist die für Pigmentkörner gewöhnliche unregelmäßig eckige. Von diesem annähernd geschlossenen Mantel von Pigmentzellen erstrecken sich nun auch Züge in das Bindegewebe, das in wechselnder Breite den Raum hinter dem Reflector erfüllt. Vor allem umhüllen sie vielfach die dort verlaufenden Gefäße. Eine Reihe von besonders großen Pigmentzellen liegt im oralen Teile des Organs von *Anomalops*, sich zwischen eine Knorpelkapsel und den Reflector einschiebend. Die Zellen dort sind regelmäßig kugelig gestaltet und entsenden nach allen Seiten zierliche pseudopodienartige Reihen von Pigmentkörnchen.

Im Epithel liegt das gleiche braune Pigment, aber nicht so dicht, so daß man stets die einzelnen Körner deutlich voneinander abgrenzen kann. Sie liegen unregelmäßig im Plasma zerstreut, häufig einen dichten

Kranz um den Kern bildend. Am stärksten sind die Einlagerungen in den obersten platteren Epithellagen.

Außer auf der Rückfläche der Leuchtorgane findet sich das gleiche Pigment in der ganzen Grube, die das Leuchtorgan aufnimmt, sowie bei *Photoblepharon* auch in der Lidfalte. Überall tritt in Cutis wie in Epidermis Pigment auf, stellenweise in mächtigen Lagen, die den Teilen makroskopisch einen tiefen samtschwarzen Ton verleihen.

IV. Hüll- und Stützgewebe.

Zwischen Reflector und Pigmentschicht ist bei beiden Formen in wechselnder Ausdehnung Bindegewebe eingeschaltet, in dem Gefäße und Nerven verlaufen und außerdem auch knorpelige Stützapparate eingelagert sind. Dies Bindegewebe ist am oralen Pol der Leuchtorgane am stärksten ausgebildet und nimmt gegen das caudale Ende hin ab. Bei *Photoblepharon* ist es beträchtlich stärker entwickelt als bei *Anomalops* (vgl. Fig. 2 und 6). Es besteht aus einem weitmaschigen Fasergerüst, in dessen kugelige Hohlräume im Leben Fett eingelagert war. Bei *Photoblepharon* enthält es außerdem große Blutsinus.

Das Stützgewebe besteht aus Knorpel. Die beiden Formen unterscheiden sich darin, daß bei *Photoblepharon* Faserknorpel, bei *Anomalops* dagegen hyaliner Knorpel zur Ausbildung gelangt ist. Im Stiele des Organs von *Photoblepharon* finden sich allerdings auch Zellen, die schon das Gepräge von hyalinem Knorpel tragen. Es zeigt sich ein allmählicher Übergang zwischen beiden Typen. Der Faserknorpel nimmt dann immer die Randpartien ein, während der Kern zu hyalinem Knorpel ausgebildet ist. Bei *Anomalops* findet sich dagegen nur hyaliner Knorpel, obwohl bei ihm das Knorpelgewebe an Masse und Bedeutung sehr zurücksteht. Wir finden hier nur eine Knorpelkappe am oralen Ende, die, ausgehend vom Stielknorpel, den Reflector bis dicht an die Leuchtfläche umgreift und oben wie unten je einen fingerförmigen Fortsatz in der Längsrichtung des Organs vorschiebt. Beide Fortsätze sind kurz, der längere untere durchzieht etwa $^1/_5$ des ganzen Organs. Bei *Photoblepharon* dagegen liegt eine Knorpelspange, die als bestimmend für die äußere Gestalt des Organs schon oben erwähnt wurde, längs der ganzen Rückfläche. Sie erstreckt sich auf der Grenze zwischen unterem und mittlerem Drittel, ist in der Mitte sattelartig vertieft und schmal, an beiden Enden erhöht und zu einer Querspange verbreitert. Die orale stärkere Verdickung steht in Verbindung mit dem Knorpelstab des Stieles.

V. Gefäße.

Die Gefäßversorgung ist bei beiden Fischen, obwohl im Prinzip gleich, doch sehr verschieden ausgebildet; bei *Photoblepharon* reicher und komplizierter als bei *Anomalops*. Die zuführende Arterie verläuft zusammen mit dem Leuchtnerven oberhalb des Organs im Grunde der Orbita, bis fast an deren vorderen Rand, biegt dann scharf nach unten und weiterhin caudad um, zieht entlang dem Knorpelstiel des Organs und tritt an dessen vorderem Ende in das hinter dem Reflector gelegene Bindegewebe ein. Das Gefäß zieht nun in der Längsrichtung am Reflector entlang und gibt auf diesem Wege eine große Zahl von einander parallelen Seitenästen ab, die also quer hinter dem Reflector verlaufen. Diese ihrerseits entsenden dann in regelmäßigen Abständen feine Gefäße, die den Reflector durchsetzen und als Capillaren zwischen die Drüsenschläuche eindringen. Sie verlaufen in dem die Einzelschläuche umscheidenden Bindegewebe gegen die Oberfläche aufsteigend und geben durch ihre gesetzmäßige Anordnung Veranlassung zu den zierlichen Sternfiguren der um sie gereihten Drüsenschläuche. Während dieses Verlaufes durch den Leuchtkörper gibt das Blut Sauerstoff an die Leuchtzellen ab und gelangt, venös geworden, an die Oberfläche, wo es sich in Venen sammelt. Diese, die schon im Leben sichtbaren roten Gefäßstreifen, ziehen von oben nach unten über die Leuchtfläche dahin und nehmen dabei durch die Einmündung von Seitenstämmen an Umfang beträchtlich zu. Sie vereinigen sich dann hinter dem Reflector zu einem Längsstamme, der am Oralende das Organ verläßt und sich in die Orbitalvenen ergießt.

Die Unterschiede zwischen den beiden Arten sind nun folgende. *Anomalops* hält sich genau an das eben dargelegte Schema. Es ist nur ein Längsstamm vorhanden, der an der unteren Kante des Leuchtorgans entlang verläuft, an der Stelle, wo die Rückfläche in die Seitenfläche umzubiegen beginnt (Fig. 2). Dort befindet sich bei *Anomalops* die einzige größere Anhäufung von Bindegewebe. Die Quergefäße ziehen dicht unter dem Reflector, zum Teil in seine äußersten Schichten eingelagert, nach oben und geben auf diesem Wege ihre Seitengefäße ab, die, sich mehrfach gabelnd, als Capillaren zwischen die Leuchtdrüsen eintreten. Die daraus gesammelten Venen verlaufen zwischen dem Sammelbecken der Leuchtdrüsen, unter der zusammenhängenden Bindegewebsschicht, die die Vorderfläche des Drüsenkörpers überzieht. Ihre Zahl ist beträchtlich, über 20, ihr Kaliber dagegen gering. Sie biegen am unteren Rande der Leuchtfläche außen um den Reflector herum und sammeln sich auf der Rückseite etwas unter der Arterie zu einem Längsstamm. Dieser durchzieht fast die ganze Länge des Organs als ein scharf begrenztes Rohr, nur am oralen Ende steht mit ihm ein Blutsinus in Verbindung, der die Knorpelkapsel umspült.

Bei *Photoblepharon* liegt der Hauptstamm der Arterie nicht im unteren Winkel des Organs, sondern dicht oberhalb des Knorpelstabes in weitmaschigem Bindegewebe. Er gibt bald nach seinem Eintritt mehrere starke Seitenstämme ab, die in schräger Richtung nach dem caudalen Ende ziehen. Von diesen Längsstämmen gehen dann die Queräste ab, sie liegen in dem viel reichlicheren Bindegewebe weiter vom Reflector entfernt. Die Verbreitung der Capillaren und ihre Vereinigung zu Venen verläuft wie bei *Anomalops*. Die Queräste der Venen sind weniger zahlreich, acht bis zehn, dafür stärker im Durchmesser und verlaufen nicht zwischen den Drüsenbecken, sondern oberflächlicher, innerhalb der Cutisdecke dicht unter dem Epithel. Der zurückführende Längsstamm der Vene ist aufgelöst in zahlreiche Blutsinus, die das weitmaschige Bindegewebe erfüllen und den Knorpelstab umgreifen. Am mächtigsten entwickelt sind sie im oralen Drittel des Organs. Mehrere Venenstämme führen endlich das Blut aus dem Organ heraus. Im Verhältnis zur Größe des Organs ist bei *Photoblepharon* die Blutmenge größer und die Gefäßanordnung komplizierter.

Das Auffallendste am ganzen Gefäßsystem ist eine Art Klappeneinrichtung in den Arterien. Beim Abgang eines Seitenastes springen seine Wandungen trichterartig gegen das Lumen des Hauptgefäßes vor, die Eingangsstelle beträchtlich verengernd (Fig. 21). Diese Verengerung wird bedingt durch eine Zellschicht, die wohl der Media der Arterienwand angehört. Der Bau der Zellen weicht aber wesentlich von dem gewöhnlicher Muskelzellen der Muscularis ab. Sie sind annähernd rundlich, durch gegenseitigen Druck polygonal, enthalten ein dichtes, körniges Plasma und einen ovalen Kern. Dieses Bild bleibt sich bei allen Schnittrichtungen gleich, es handelt sich also nicht etwa um quergetroffene Muskelzellen. Intercellularsubstanz ist nicht in nennenswertem Maße vorhanden, es können also auch nicht knorpelige Versteifungsapparate sein in der Art wie wir sie sonst im Wirbeltierkörper finden, dagegen besteht eine gewisse Ähnlichkeit mit Chordazellen oder den Achsenzeilen der Tentakel bei Cölenteraten. Eine deutliche Membrana elastica interna setzt diese Zellschicht von der Intima ab, die allerdings in ihrem Bereich so dünn wird, daß sie auf der Spitze der Klappe kaum nachzuweisen ist. Von dieser Membran aus zieht sich eine feine Grenzschicht in flachem Bogen längs der verdickten Stelle.

die modifizierte Zellpartie auch von der übrigen Media abgrenzend, deren Faserzüge, ebenfalls verschmälert, sie außen umgreifen.

Diese seltsame Vorrichtung besteht ausnahmslos an sämtlichen Arterienverzweigungen bei beiden Arten, vom Hauptstamm bis zu den feinen Gefäßen, die den Reflector durchsetzen. Ich muß gestehen, daß ich mir keine recht plausible Vorstellung über den Sinn einer solchen Einrichtung machen kann, die scheinbar darauf hinwirken muß, den Blutstrom in den Arterien zu stauen. Irgend ein schwellbares Gewebe, dem diese Stauung zu Nutzen käme, existiert nicht. Vielleicht handelt es sich um eine Blutabsperrung der Leuchtkörper im Sinne einer Sparvorrichtung bei der Bildung des Leuchtsecrets, nach Art eines Gashahnes, der die Zufuhr von Brennstoff zu regulieren erlaubt?

Nach Abschluß der hier vorliegenden Untersuchung wurde ich durch ein Referat im Zoologischen Centralblatt darauf aufmerksam, daß derartige Arterienklappen auch sonst beobachtet sind. Zuerst beschrieben hat sie LAGUESSE im Jahre 1892. Er fand sie bei Fischen, und zwar bei Labroiden (*Labrus*, *Crenilabrus*) an allen Verzweigungen der Aorta, bis zu den Capillaren hinunter. Sie nahmen relativ mit der Abnahme des Gefäßquerschnittes an Größe zu, so daß die kleinen Gefäße fester abgeschlossen waren als die größeren, ein Verhalten, das auch bei meinen Präparaten zutrifft. Die Form der von ihm abgebildeten Klappenzellen entspricht durchaus meinen Bildern, seine Deutung unterscheidet sich aber insofern, als er sie der Gefäßintima, nicht der Media zurechnet. Er gibt aber an, daß die Elastica interna, von Endothel bedeckt, das Klappengewebe überzieht, was wohl eigentlich mehr für meine Auffassung spricht.

1905 hat VIALLETON die gleichen Klappen bei Cyclostomen (*Ammocoetes* und *Petromyzon*), Selachiern (*Scyllium*) und Amphibien (*Hyla*) gefunden. Sie lagen dort in den Verzweigungen der Bauchaorta, aber nur am Ursprung der segmentalen oder intercostalen Arterien.

1906 hat LAGUESSE sie ebenfalls bei einem Amphibium, dem Salamander, gefunden.

1907 endlich hat GRYNFELTT derartige Einrichtungen an den Augengefäßen bei Amphibien (*Rana*, *Hyla*) gefunden. Sie sitzen dort nur am Abgange der Artt. iridociliares, nicht an ihren feineren Verzweigungen. Die Form des ganzen Gebildes ist die gleiche wie in den früheren Beschreibungen, langgestreckte ellipsoide Gebilde, im Hauptgefäß stromaufwärts in eine scharfe Schneide auslaufend. Sonst finden sich verschiedene Unterschiede. Einmal nehmen die Klappen proportional dem Gefäßquerschnitt an Größe ab (gegen LAGUESSE). Zweitens gehört das Klappengewebe der Media an. Drittens und wichtigstens besteht es nach den Angaben dieses Autors aus Muskelzellen, die einen Sphincter um den Ursprung des Seitengefäßes bilden. Zwischen diese Muskelzellen schieben sich Bindegewebsfasern und ein Netz von elastischen Fasern, die von der Elastica interna ausgehen. Nach diesen Angaben würde die Struktur der von Grynfeltt beschriebenen Gebilde in scharfem Gegensatz zu den Befunden der andern Autoren und den meinen stehen. Das in den andern Fällen gefundene Gewebe würde unter den von Schaffer aufgestellten Begriff des vesiculösen Stützgewebes fallen.

Entsprechend dieser Verschiedenheit der Struktur würde auch die Funktion in beiden Fällen verschieden sein. Die muskulösen Sphincteren bewirken eine aktive Verengerung des Gefäßeinganges, die Versteifungsapparate eine passive durch Kontraktion der gesamten übrigen Gefäßwand.

Über die physiologische Bedeutung gehen die Ansichten übereinstimmend dahin, daß die Apparate eine lokale Regulation des Blutstromes bewirken können, Erhöhung des Druckes oberhalb, Verminderung unterhalb der Klappen. Der Sinn dieser Einrichtung ist in den von Laguesse und Vialleton beschriebenen Fällen einstweilen dunkel, bei den Augenarterien sieht Grynfeltt darin wohl mit Recht einen Regulationsapparat für den intracoularen Druck.

VI. Nerven.

Das Leuchtorgan beider Formen wird von einem ziemlich starken Nerven versorgt. Er entstammt dem Trigemino-Facialiskomplex und verläuft in der Bahn des Ramus maxillaris superior des Trigeminus. Er tritt in die Orbita ein, verläuft an ihrem Grunde, oberhalb der Grube des Leuchtorgans zusammen mit der Leuchtarterie, wendet sich wie diese am inneren Augenwinkel nach abwärts und zurück und tritt von vorn am oralen Ende in das Leuchtorgan ein. Diese Verlaufsrichtung dicht unterhalb des Auges entspricht durchaus der, die wir sonst vom Ramus maxillaris superior gewohnt sind und bestimmt mich vor allem zu der Annahme, daß die Leuchtgrube erst sekundär mit der Augenhöhle in Verbindung getreten ist, da der Nerv sonst an ihrem unteren Rande verlaufen müßte. Die gröberen Verzweigungen innerhalb des Leuchtorgans zeigen bei beiden Formen ähnliche Unterschiede wie die der Arterien. Bei *Anomalops* zieht nur ein Längsstamm am unteren Rande des Organs entlang, teils zwischen Arterie und Vene, teils am weitesten außen gelagert. Von ihm aus gehen Äste ab, die, den Venen folgend, auf die Vorderfläche des Organs gelangen. Bei *Photoblepharon* verläuft der Hauptnerv ebenfalls zwischen Arterie und Vene, dicht der Knorpelspange angelagert. Er gibt aber sehr früh eine Anzahl starker Stämme ab, die schräg gegen das caudale Ende des Organs verlaufen, so daß im ganzen eine besenreiserartige Auffaserung eintritt. Die Endzweige gelangen ebenfalls auf die Oberfläche des Organs und liegen hier in der Nachbarschaft der Venen.

Über die feinste Verzweigung und Endigung der Nerven vermag ich keine Auskunft zu geben. Die Konservierung war nicht ausreichend, um trotz verschiedener Färbemethoden die einzelnen Fibrillen scharf zu differenzieren. Es ist wohl anzunehmen, daß sie mit den Bindegewebszügen in das Innere des Leuchtkörpers eindringen und an die Leuchtzellen herantreten in der Weise, wie wir es sonst von drüsigen Organen kennen.

Auf die Untersuchung des Gesamtkörperbaues der beiden Leuchtfische einzugehen, gab mir besonders die Frage Veranlassung, ob sich irgendwo Anpassungen an ein Leben in tiefen Wasserschichten nachweisen ließen. Um das Resultat gleich vorweg zu nehmen, kann ich sagen, daß die Resultate durchaus negativ ausgefallen sind. Anpassungen hätten auftreten können einmal im Skeletbau. Wir wissen aus verschiedenen Untersuchungen, daß Tiefseefische häufig eine mangelhafte Verknöcherung zeigen, das Chondrocranium in weitem Umfange erhalten bleibt (z. B. *Argyropelecus*, *Cyclothone*). Bei unsern Formen unterscheidet sich die Ausbildung der Knochen in nichts von der gewöhnlicher Oberflächenteleostier, ihre Härte macht die Entkalkung zur Herstellung von Schnittserien durch den Kopf recht langwierig; die Schuppen des Hautskelettes waren so fest, daß eine histologische Untersuchung der Seitenlinie daran scheiterte.

Die Augen der Tiefseefische zeigen oft im ganzen Bau Anpassungen an das Dunkelleben (Teleskopaugen), in weniger extremen Fällen charakteristische Veränderungen der Retina (Reduktion der percipierenden Elemente und der Ganglienzellen, Schwund oder Dunkelstellung des Pigments). Hier fand sich nur eine Vergrößerung des ganzen Auges im Verhältnis zu den übrigen Carangiden, leicht erklärlich bei einem nächtlich lebenden Tier.

Das Gehirn von Tiefenformen endlich ist in den letzten Jahren von verschiedenen Autoren untersucht worden (Hendrick: *Argyropeleans*, Gierse, *Cyclothone*, Trojan: *Leucicorus*, *Mixonus*, *Bassocetus*). Es zeigt sich bei ihnen trotz aller starken Verschiedenheiten unter sich doch ein gewisser einheitlicher Typus, charakterisiert durch das

Zurücktreten der vorderen Hirnteile zugunsten des Nachhirns. Von diesen Merkmalen findet sich hier nichts vor, wir haben ein ganz normales Teleostiergehirn vor uns.

Der Nachweis eines besonderen, ziemlich starken Leuchtnerven veranlaßte mich natürlich, nach centralen Abweichungen zu suchen. Der Ganglienkomplex der Trigemino-Facialisgruppe ist makroskopisch nicht auffällig stark entwickelt. Auch auf Schnitten habe ich keine in die Augen springenden Veränderungen bemerkt. Bei meinem beschränkten Material habe ich nur zwei Serien schneiden können, die bei den in toto konservierten Tieren höheren Ansprüchen nicht genügten, auch durch das Entkalken erheblich gelitten hatten. Es ist sehr gut möglich, daß ein in vergleichender Hirnanatomie speziell bewanderter Forscher eine besondere Entwicklung der Centren konstatieren kann, in die der Leuchtnerv ausstrahlt; eine auffällige Abweichung, wie wir sie sonst oft bei ungewöhnlicher Entwicklung stets vorhandener oder beim Auftreten spezieller Organe finden (elektrische Organe) besteht hier jedenfalls nicht.

Besondere Erwähnung verdient noch das Verhalten des Seitenkanalsystems. Über die Seitenlinie selbst ist nichts zu sagen; sie zeichnet sich durch die für Carangiden typische Modifikation der Schuppen aus; gute Schnitte zu erhalten scheiterte an den Schwierigkeiten des Entkalkens. Die Kopfkanäle dagegen fallen durch eine außergewöhnliche Verbreiterung auf (vgl. Textfig. 3—5). Diese ist so beträchtlich, daß die Supraorbitalkanäle von *Photoblepharon* einem parasitischen Copepoden von 18 mm Länge Raum gewähren. Ich habe bei zwei der drei von mir präparierten Exemplare diesen Parasiten an derselben Stelle gefunden, es scheint sich also um ein häufigeres Vorkommen zu handeln. Leider wurden durch das Entkalken die Gewebe so angegriffen, daß histologische Einzelheiten nicht zu erkennen waren.

Fassen wir die hier gegebenen morphologischen Daten noch einmal kurz zusammen, so hätten wir in den beiden Formen *Anomalops* und *Photoblepharon* nahverwandte, aber doch scharf unterschiedene Vertreter der Familie der Carangiden, die sich von ihren Verwandten hauptsächlich unterscheiden durch die schwarzbraune Farbe und den Besitz eines Leuchtorgans, beides Eigenschaften, die sonst für Tiefseefische charakteristisch sind. Trotzdem handelt es sich um Oberflächenformen, was morphologisch daraus folgt, daß sie weder am Gehirn, noch am Auge, noch am Skelet Anpassungen zeigen, wie wir sie bei Tiefseefischen zu finden gewohnt sind, öcologisch daran, daß sie sich das ganze Jahr gleichmäßig in dem flachen Wasser des Kraterbeckens von Banda aufhalten sollen. Das Leuchtorgan erreicht bei *Photoblepharon* $^1/_8$, bei *Anomalops* $^1/_{10}$ der Körperlänge. Es liegt unter dem Auge, in einer mit der Orbita vereinigten tiefen Grube, nur am oralen Ende durch einen Knorpelstab befestigt. Bei beiden Formen kann es abgeblendet werden; bei *Photoblepharon* durch Hochziehen einer Lidfalte, bei *Anomalops* durch Einklappen der leuchtenden Fläche gegen die mit schwarzem Pigment ausgekleidete Wand der Grube. Das bei beiden Formen durch verschiedene Entwicklung des Stützgewebes etwas abweichend geformte Organ hat eine im allgemeinen muldenförmige Gestalt. Seine wesentlichsten Bestandteile sind der Leuchtkörper, der Reflector und der Pigmentmantel.

Der Leuchtkörper besteht aus einer Anzahl von Einzeldrüsen, jede von diesen aus einer Zahl von einander parallelen Schläuchen, einem Sammelbecken und einem kurzen engen Ausführungsgang. Im Drüsenlumen befindet sich ein feinkörniges Secret, das gebildet wird von den wandständigen Drüsenepithelien. Diese Drüsenzellen bilden das Secret in einer Vacuole, die sich in dem, dem Lumen zugewendeten Zellteile entwickelt und durch Platzen entleert wird. Bei der Bereitung des Secrets werden die Zellen verbraucht und vom Grunde der Drüsenschläuche aus ersetzt. Der Leuchtkörper liegt eingesenkt in die Cutis, die seine Oberfläche mit einer starken, nur von den Ausführungsporen durchbrochenen Schicht überdeckt.

Der Reflector umkleidet den Leuchtkörper rings mit einer annähernd gleich starken Schicht. Er besteht aus eigenartigen, sehr flachen, an Länge und Breite annähernd gleichen Zellen bindegewebigen Ursprunges, deren reflectorische Kraft auf einer Einlagerung von Guaninkörnchen beruht. Dem Reflector zugehörige Zellen dringen auch zwischen die basalen Abschnitte der Drüsenschläuche ein.

Das Pigment liegt hauptsächlich im Bindegewebe, wo es dicht unter dem Epithel eine zusammenhängende Mantelschicht bildet. Außerdem dringt es aber auch in das hinter dem Reflector liegende Bindegewebe, umscheidet dort vor allem die Gefäße und den Knorpel. Auch das Epithel enthält Pigment.

Als Stütze für das Organ dienen Knorpelspangen, die bei *Anomalops* aus hyalinem Knorpel bestehen und sich auf das orale Ende des Organs beschränken, bei *Photoblepharon* bis zum caudalen Ende durchlaufen und sich aus Faserknorpel aufbauen.

Eine Arterie tritt in das Bindegewebe hinter dem Reflector und löst sich in Capillaren auf, die den Leuchtkörper durchziehen. Aus ihnen sammeln sich Venenstämme, die quer über die Vorderfläche hinziehen und sich dann wieder zu einem Längsstamm vereinigen, der am oralen Ende das Organ verläßt. Die Arterien sind mit eigenartigen Klappen ausgerüstet, deren Deutung unsicher bleibt.

Ein starker Trigeminusast tritt mit den Gefäßen zusammen in das Organ ein, verzweigt sich und gelangt in der Nachbarschaft der Venen auf die Oberfläche. Seine Endverzweigungen sind nicht nachweisbar.

Versuchen wir nun auf Grund dieser Befunde die vorliegenden Leuchtorgane mit den entsprechenden Bildungen zu vergleichen, die wir bei Tiefseefischen finden. Die Vergleichsmöglichkeit wird sehr erleichtert durch die Zusammenstellung, die Brauer 1901 von seinen Befunden am Material der deutschen Tiefsee-Expedition gegeben hat. Es ergibt sich daraus zunächst, daß alle von ihm untersuchten Organe drüsenartigen Charakter haben. Was anderweit darüber publiziert worden ist, steht damit im Einklang, so daß wir wohl annehmen dürfen, daß alle Leuchtorgane der Fische als wichtigsten Bestandteil Drüsenzellen enthalten. Im Widerspruch zu dieser Auffassung stehen nur die von v. Lendenfeld beschriebenen »Radiating discs« einer Anzahl von Tiefseeformen. Es ist aber durchaus noch nicht erwiesen, daß diese Organe Licht aussenden; nach ihrer Struktur und nach ihrer Beziehung zu den Kanälen des Seitenliniensystems halte ich dies sogar für unwahrscheinlich und möchte sie eher als eigenartige Sinnesorgane ansprechen.

Die von ihm untersuchten Leuchtorgane bringt Brauer in vier Gruppen, nach ihrem anatomischen und histologischen Bau, nämlich:

1) die Tentakelorgane der Ceratiiden und Onchocephaliden;

2) die geschlossenen Drüsenmassen auf der Barbel und an verschiedenen Stellen des Rumpfes bei Stomiatiden;

3) die ventral vom Auge gelegenen Organe bei Stomiatiden;

4) die übrigen an Kopf und Rumpf oft in großer Zahl vorhandenen, für pelagische Formen charakteristischen Organe.

Mir scheint nun, daß sich diese Organe wieder in zwei große Gruppen vereinigen lassen, von denen die erste den Typus 1—3 Brauers zusammenfaßt, die zweite seine Organe vom 4. Typus enthält. Diese Einteilung stützt sich auf die Beschaffenheit des Drüsenkörpers.

Ich zitiere zunächst, wie Brauer seine einzelnen Gruppen charakterisiert:

1) »Die erste Gruppe umfaßt die ,Tentakelorgane' der Ceratiiden und Onchocephaliden. . . . Bei den Ceratiiden stellt das Organ einen kugeligen Sack dar, dessen Wände von Drüsenzellen ausgekleidet sind und in dessen Innerem eine weite Höhle ist, die sich an der ventralen Seite zunächst in eine Vorhöhle und dann nach außen öffnet. Das

Lumen der centralen Höhle ist mit feinkörnigem Secret dicht erfüllt, das durch Ablösen und Zerfall der Drüsenzellen frei wird. Umgeben ist der Drüsensack von einer dünnen Hülle, einem Reflector und einem Pigmentmantel. Blutgefäße und Nerven dringen reichlich in das Organ ein. Muskeln konnten dagegen nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Auch das Organ der Onchocephaliden ist eine Drüse, entweder, z. B. bei *Chaunax*, sind es viele einzelne Drüsenschläuche, welche getrennt ausmünden, oder es ist eine große viel gewundene oder mehrere zu einer vereinigten Drüse, wie bei *Halicmetus*, mit nur einer Öffnung an der ventralen Seite. Reflector, Pigmentmantel, Zerfall von Zellen und Ersatz derselben fehlen hier.«

2) »Im Gegensatz zu diesen Tentakelorganen sind die Organe, welche die zweite Gruppe bilden, geschlossene Drüsenmassen. . . Es sind sehr verschieden gestaltete und verschieden große Massen, deren Drüsenzellen cylinderförmig sind. . . Die Drüsenzellen, welche oft außerordentlich schmal und hoch sind, bilden häufig eine regelmäßige Wandschicht oder gewundene Stränge; nirgends aber ist ein Lumen vorhanden, sondern auch dort, wo ein centraler drüsenfreier Raum sich findet, ist er von Bindegewebe und Blutgefäßen ausgefüllt, auch Nervenfasern dringen sehr zahlreich ein. Ein Reflector fehlt, außer der opercularen Masse von *Bathylychnus*, ebenso fehlt eine besondere Pigmenthülle, nur in der Barbel liegt dem Organ auf der dorsalen Seite eine stärkere Pigmentanhäufung an.«

3) »In eine dritte Gruppe reihe ich Organe ein, welche ventral, meist etwas caudal vom Auge gelegen sind. . . Ihr Reflector glänzt im Leben violett, rot oder grün. Außer dem großen dem Auge anliegenden Organ von *Malacosteus* haben alle denselben Bau. Es sind kugelige oder ellipsoidische große Drüsensäcke. Bei jungen Tieren findet sich zuweilen noch ein centrales Lumen, später aber wird dieses durch Faltenbildung der Wandschicht, welche aus Drüsenzellen besteht, ausgefüllt. Ein Ausführungsgang fehlt. Bindegewebe, das den Drüsensack umhüllt, Blutgefäße und Nerven dringen auch hier zwischen die Falten reichlich ein. Umgeben ist der Sack von einem Reflector und einer Pigmenthülle, die auf der der Epidermis zugekehrten Seite unterbrochen ist. Die Organe liegen in der Cutis in mehr oder weniger großem Abstand von der Epidermis, die vorliegenden Schichten sind aber durchsichtig. Bei den meisten tritt dadurch eine höhere Differenzierung ein, daß Muskeln sich am ventralen Rande inserieren, welche das Organ ventrad abdrehen können.«

4) ». . . Was diese Organe trotz ihrer Mannigfaltigkeit zu einer einheitlichen Gruppe zusammenfassen läßt, sind einige wichtige, gemeinsame Charaktere. Alle liegen in der Cutis, wo Schuppen vorhanden sind, unter diesen, alle haben einen Pigmentmantel, und bei allen enthält der von einer dünnen Kapsel umschlossene Binnenkörper eine bestimmte Art von Drüsenzellen. Diese sind stets mit körnigem Secret dicht erfüllt, und in einer basalen, körnerfreien Zone liegt der Kern. . . . Ebenso wie die Form wechselt die Anordnung: in der Regel liegen sie radiär, bei einigen um einen centralen Raum, welcher von Zellen der Kapsel, welche zwischen die Drüsenzellen centrad eindringen, erfüllt ist, bei andern sind sie in Gruppen und Strängen angeordnet und bilden eine dichte unregelmäßige Masse, und bei den Gonostomiden bilden sie das Epithel von Schläuchen, welche radiär um einen meist exzentrisch gelegenen Sinus angeordnet sind, welcher durch einen Kanal nach außen mündet, oder wie es bei *Cyclothone* der Fall zu sein scheint, blind endet.

Diese Drüsenzellen können allein den ganzen Innenkörper zusammensetzen, wie bei den kleinsten Organen der Stomiatiden und bei *Gonostoma elongatum*, oder aber es ist eine weitere Differenzierung eingetreten« . . . (nämlich zu Linsenzellen). »Außer den bisher genannten Teilen können ferner noch vorhanden sein: eine Schicht gallertigen Gewebes, welche dem Innenkörper außen vorgelagert ist, und Reflectoren. . . . Was endlich Blutgefäße und Nerven betrifft, so finden sie sich im Gegensatze zu den Organen der ersten drei Gruppen nur spärlich. Während alle bisher genannten Organe in der Cutis liegen, finden sich bei den Stomiatiden noch kleine Organe in großer Zahl in der Epidermis. . . . Es sind kleine, kugelige Körper oder platte Scheiben, sie sind von einer Hülle umschlossen, haben aber kein Pigment und keinen Reflector. Sie bestehen aus mehreren, meist schwer abgrenzbaren Zellen, welche mit groben, stark lichtbrechenden Secretkörnern, die zu Schnüren aufgereiht erscheinen, dicht erfüllt sind.«

Noch klarer als aus der Beschreibung, die ja notgedrungen immer wieder mit denselben Worten für die homologen Gebilde der verschiedenen Organe arbeiten muß, werden die Unterschiede der einzelnen Gruppen aus den beigegebenen Zeichnungen Brauers.

Die gemeinsamen Charakteristica der drei ersten Gruppen gegenüber der vierten liegen nun meines Erachtens im folgenden. Erstens und hauptsächlich im Bau des Drüsenkörpers. Es scheint mir nämlich, daß sich alle drei Gruppen ableiten lassen von dem Typus der gewöhnlichen acinösen Drüse, bestehend aus Drüsenschläuchen mit wandständigen Epithelien, einem mit Secret gefüllten Hohlraum und einem

Ausführungsgänge. Das Tentakelorgan der Ceratiiden entspricht diesem Typus ohne weiteres. Bei den Onchocephaliden, von deren Organ sich bei Brauer leider keine Abbildung findet, handelt es sich nach dem Text ebenfalls um offene Drüsen, wobei noch besonders interessant ist, daß bei *Chaunax* viele einzelne Drüsenschläuche vorhanden sein sollen, die getrennt ausmünden können, die einzige Analogie zu den Befunden an *Anomalops* und *Photoblepharon*, die mir bekannt ist. Ich bedaure sehr, daß ich die Organe nicht zu Gesicht bekommen habe; die Angabe Brauers, »Reflector, Pigmentmantel, Zerfall von Zellen und Ersatz derselben fehlen hier«, weisen ihnen eine ganz besondere Stellung an, ja lassen es mir einigermaßen zweifelhaft erscheinen, ob wir es hier überhaupt mit Leuchtorganen zu tun haben. Das Bild, das v. Lendenfeld von dem Organ von *Malthopsis spinulosa* gibt, hat wenigstens mit dem sonstigen Habitus der Leuchtorgane wenig gemein.

Mit den Organen der zweiten Gruppe kommen wir zu geschlossenen Drüsen. Leider ist man bei ihnen auch nur auf den Text angewiesen, aus dem sich über die spezielle Form und Anordnung der Zellen nicht allzu viel entnehmen läßt. Wollen wir sie auf den offenen Typus zurückführen, so wäre anzunehmen, daß nach Schluß des Ausführganges der Secretraum der Drüse von Bindegewebe ausgefüllt oder ganz obliteriert sei, wodurch das Bild zustande käme, das Brauer schildert. Seine Angabe, daß »die Drüsenzellen häufig eine regelmäßige Wandschicht oder gewundene Stränge bilden, nirgends aber sich ein Lumen findet«, verträgt sich mit dieser Annahme sehr gut und läßt schließen, daß auch Brauer eine ähnliche Auffassung über ihre phylogenetische Entwicklung hat.

Auf festerem Boden stehen wir dagegen wieder bei der Ableitung der suborbitalen Organe von offenen Drüsen. Ihr Bau läßt sich am besten verstehen, wenn man annimmt, daß nach Obliterierung des Ausführungsganges auch die Drüsenschläuche ihre regelmäßige Form verloren und sich zu Knäueln aufgewunden haben. Als letztes Stadium ist der Zustand anzusehen, bei dem diese Knäuel durch zwischenwucherndes Bindegewebe zertrennt und die Drüsenschläuche in einzelne geschlossene Zellhaufen zerlegt worden sind.

Diese Ableitung der geschlossenen Drüsen von offenen in der eben geschilderten Weise liegt so nahe, daß sie fast selbstverständlich in den meisten phylogenetischen Spekulationen wiederkehrt. Sie wird dann aber für alle Leuchtorgane angenommen (mit Ausnahme der rein epithelialen), eine Auffassung, die ich nicht teilen kann.

Außer dieser Verwandtschaft im Bau des Leuchtkörpers haben die drei ersten Gruppen Brauers aber noch mehrere Punkte gemeinsam. Einmal einen großen Reichtum an Gefäßen und Nerven. Bei jeder der drei Gruppen wird in der Charakteristik diese Eigenschaft von Brauer besonders betont. Sie stimmt sehr gut mit der Annahme überein, daß es sich von Anfang an um größere Drüsenkörper handelt, denn bei diesen spielt Blut und Nervenversorgung stets eine sehr große Rolle. Ferner zeichnen sie sich aus durch Einfachheit der accessorischen Gebilde. Wir finden nur einen Reflector, entstanden aus der Tunica propria des Drüsenkörpers, und eine Pigmenthülle, keine Linse oder Gallertgewebe. Die Organe liegen sämtlich in der Cutis, deren vor dem Leuchtkörper hinziehende Partien durchsichtig geworden sind. Mit Ausnahme einiger Organe der zweiten Gruppe, die am Rumpf oder auf den Kiemendeckeln liegen, finden sich alle hierher gehörenden Organe in der Umgebung des Auges oder auf tentakelartigen Fortsätzen, die so getragen werden, daß der vom Leuchtorgan ausgehende Lichtkegel in das Blickfeld des Tieres fällt. Ein nicht unwichtiger Punkt, der in Brauers Zusammenstellung nicht hervorgehoben wurde, sich aber bei Durchsicht der Tafeln des systematischen Teiles von Brauers Bearbeitung des Valdiviamaterials ergibt, ist die relative Größe der Organe. Die bisher besprochenen Organe sind denen der vierten Gruppe durchschnittlich an Größe bedeutend überlegen, dafür an Zahl wesentlich geringer. Auch diese Tatsache läßt sich leicht verstehen, wenn wir für diese Organe eine Entstehung aus acinösen Drüsen annehmen, die doch immerhin von vornherein einen größeren Raum einnehmen, als einfache innerhalb des Epithels gelegene Zelldifferenzierungen, die ich als Ausgangspunkt der vierten Gruppe anspreche.

Um Mißverständnisse auszuschließen, darf ich wohl den Unterschied, der meiner Ansicht nach zwischen den beiden großen Gruppen besteht, noch einmal etwas ausführlicher präzisieren. Auch im zweiten Falle handelt es sich um Drüsenzellen, da, wie oben festgestellt, alle Leuchtorgane der Fische als charakteristische Bestandteile Drüsenzellen aufweisen. Umgekehrt ist jede Drüse im letzten Sinne eine Differenzierung des Epithels. Insofern entspringen also beide Organreihen einer gemeinsamen Wurzel. Der Unterschied aber ist folgender: In der ersten Gruppe bildete sich zunächst die typische acinöse Drüsengestalt aus, also ein umfangreiches, in die Cutis eingesenktes Gebilde mit regelmäßig wandständigen Drüsenzellen, einem Hohlraum und Ausführungsgang. Sekundär erst wurde dieser Bau durch spezielle Anpassung an die Leuchtfunktion gestört, schließlich bis zur Unkenntlichkeit verwischt. In der zweiten Gruppe dagegen traten im Niveau des

Epithels einzelne Drüsenzellen auf, die sich der speziellen Funktion des Leuchtens anpaßten. Sie legten sich später zu einem geschlossenen Leuchtkörper zusammen, ohne daß in dieser Entwicklungsreihe als Zwischenstadium der typische Drüsenbau aufgetreten wäre. Dagegen ist es möglich, daß aus diesem geschlossenen Drüsenkörper sich sekundär eine offene Drüse entwickelt, falls die Fortführung des Secrets nützlich wird. Auf diese Weise sind vielleicht die offenen Organe der Gonostomiden entstanden.

Diese hier vorgetragene Auffassung stützt sich außer auf das, was sich der Zusammenstellung bei BRAUER entnehmen läßt, vor allem auf die Resultate zweier Arbeiten, die den Bau relativ einfacher Organe behandeln. Es sind die Untersuchungen von JOHANN »über eigentümliche epitheliale Gebilde bei *Spinax niger*« und die Arbeit von GREENE: »The Phosphorescent organs in the Toadfish, *Porichthys notatus* Girard«. Sehr primitiv gebaut sind die Organe, die JOHANN beschreibt. Es handelt sich bei dem von ihm untersuchten pelagischen Selachier um Epithelverdickungen, die in sehr großer Anzahl, aber regelmäßiger Anordnung über den Körper verteilt sind. Unter jedem Organ ist die Cutis zurückgedrängt, so daß eine mit Epithel ausgekleidete Grube entsteht, in der eine Anzahl charakteristisch umgeformter Epithelzellen liegen, vom Autor als Leuchtzellen bezeichnet. Sie werden gebildet von einem über ihnen liegenden Keimlager, das nach der andern Seite große Zellen, mit homogenem Inhalt erfüllt, abscheidet, die als Linsenzellen gedeutet werden. Das ganze Gebilde wird von einem Pigmentmantel umhüllt, der nur nach der Oberfläche des Epithels geöffnet bleibt. Interessant ist, daß wir schon bei diesen primitiven Organen eine verschiedene Orientierung der Hauptebene zur Körperoberfläche finden, je nach der Lage der Organe am Rumpf, eine Erscheinung, die häufig bei den hochdifferenzierten Organen, z. B. der Stomiatiden und Sternoptychiden, wiederkehrt. Wir haben also hier schon in der Art der Orientierung der Bestandteile eine merkwürdige Übereinstimmung mit den höchst entwickelten Vertretern der Gruppe. In der Versorgung mit Blut und Nerven unterscheiden sich diese Organe nicht von den umgebenden Hautpartien.

Noch einfacher zusammengesetzt als diese von JOHANN beschriebenen Gebilde sind die epidermoidalen Organe der Stomiatiden, von denen BRAUER zusammenfassend sagt: »Es sind kleine kugelige Körper oder platte Scheiben, sie sind von einer Hülle umschlossen, haben aber kein Pigment und keinen Reflector. Sie bestehen aus mehreren meist schwer abgrenzbaren Zellen, welche mit groben, stark lichtbrechenden

Secretkörnern, die zu Schnüren aufgereiht erscheinen, dicht erfüllt sind.« Hier fehlt also außer dem Pigment auch noch eine Differenzierung unter den drüsigen Zellen.

Wie die Entwicklung weiter gegangen ist, lehren die Befunde an *Porichthys notatus*. Der Hauptfortschritt besteht darin, daß sich das Organ von der Epidermis gelöst hat und in die Tiefe verlagert ist. Wie sich dieser Prozeß abgespielt hat, zeigt die Ontogenese noch ganz deutlich. Ferner ist die Differenzierung der Organteile weiter vorgeschritten. Auf eine sehr mächtig entwickelte, aus einem Haufen polyedrischer Zellen bestehende Linse folgt der im Schnitt sichelförmige Drüsenkörper, umgeben von einem Reflector und außen von einer Pigmenthülle. Der Reflector scheint nach der Schilderung des Autors Guaninkristalle zu enthalten. Die Orientierung der Organe ist wieder wechselnd je nach ihrer Lage. Eine spezielle Nervenversorgung fehlt, dagegen dringen Blutgefäße, den Reflector durchsetzend, reichlich zwischen die Drüsenzellen ein.

Von hier aus bis zu den höchst komplizierten Organen finden wir alle Übergänge. Der hauptsächlichste Unterschied besteht in einer typischeren Gestaltung der Drüsenzellen. Brauer gibt für sie als charakteristisch an den scharfen Unterschied eines basalen, durch Hämatoxylin gebläuten Bezirks von dem distalen, durch Eosin gerōteten, mit Secretkörnern angefüllten. Auch das Gallertgewebe stellt eine Neuerwerbung dar, ebenso eine weitgehende Differenzierung innerhalb der Linsenzellen in eine centrale und laterale Partie.

Den histologischen Unterschieden schließen sich vor allem solche in der Blut- und Nervenversorgung an. Speziell von den Nerven wird stets erwähnt, daß ein specifischer Leuchtnerv nicht existiere, höchstens vorüberziehende Hautnerven Äste an die Organe abgäben. Die Blutversorgung schwankt, wird aber meist als nicht erheblich dargestellt. Ferner sind die hier zusammengefaßten Organe durchweg kleiner als die der ersten Gruppe, dafür aber viel zahlreicher, an Kopf und Rumpf in Reihen angeordnet. Daß auch Unterschiede in der Funktion bestehen, wird im physiologischen Teil ausführlicher zu erörtern sein.

Bei den hier betrachteten Organen habe ich die Gruppe der Myctophiden ganz außer Betracht gelassen. Sie weichen durch den Bau ihrer Drüsenzellen zweifellos von den übrigen Typen ab, Zahl und Anordnung der Organe läßt sie der zweiten Gruppe verwandt erscheinen.

Daß nach dem Besprochenen die beiden hier geschilderten Leuchtorgane in die erste Gruppe gehören, ist wohl ohne weiteres klar.

Immerhin nehmen sie auch unter diesen eine Sonderstellung ein. Sie stehen einzig da, schon durch ihre Größe. Ein Organ von $^1/_8$ der Körperlänge ist auch nicht annähernd von einem andern Fische beschrieben. Am nächsten stehen ihm noch die gleichfalls unter dem Auge gelegenen Organe der Stomiatiden, z. B. von *Malacosteus* und die großen Opercularorgane von *Bathylychnus*. Ob eines von diesen Organen aber, selbst absolut genommen, sie an Größe übertrifft, bezweifle ich. Ganz isoliert stehen die Organe ferner durch ihre eigenartige Befestigung und Beweglichkeit. Alle übrigen Organe liegen in Gruben der Cutis, ohne daß diese Partien gegen die sonstige Körperoberfläche abgesetzt wären. Wo eine Beweglichkeit erzielt wird, ist das Leuchtorgan innerhalb der Haut drehbar. Dies dient dann offenbar ganz denselben Zwecken wie bei unsern Organen und wird in ähnlicher Weise durch Muskelzug erreicht. Ein Muskel tritt schräg von innen oben an den ventralen Rand des Leuchtorgans, sein Zug muß demnach den unteren Rand nach innen drehen, also die Leuchtfläche abblenden. Die Rückkehr in die alte Lage erfolgt nicht durch Muskelwirkung, wenigstens zeichnet Brauer, der diese Einrichtung von Stomiatiden beschreibt, keinen Antagonisten, sondern wohl durch Elasticität. Einen solchen elastischen Gegendruck bewirkt in unserm Falle vielleicht die seltsame sichelförmige Falte, die bei *Anomalops* hinter dem Organ von der Rückwand der Grube sich erhebt. Wir sehen also, daß der gleiche Zweck bei den Stomiatiden in analoger Weise erreicht wird, der Bau des Bewegungsapparates aber ein total verschiedener ist. Vollends isoliert steht unter den Leuchtorganen die Abblendung durch Faltenbildung in der Art eines Augenlides. Ich wüßte auch keine annähernd ähnliche Bildung anzuführen. Diese Lidbildung erscheint um so auffälliger, da sich auch Augenlieder sonst bei Fischen nicht finden. Eine analoge Bildung stellt aber vielleicht dar, was Volz über ein unteres Augenlid bei *Periophthalmus* berichtet. Diese Strandfische vermögen auch in der Luft gut zu sehen und haben zu diesem Zweck ein vor allem in seinem Bewegungsapparat sehr modifiziertes Auge. In Verbindung damit hat sich nun auch ein unteres Augenlid gebildet, das, wie der Autor schreibt, den Eindruck einer Membrana nictitans macht.

Die theoretisch interessanteste Abweichung liegt aber in der Gestaltung des Drüsenkörpers selbst. Wir haben ein Organ, das aus einer Summe von Einzeldrüsen mit getrennten Ausführungsgängen besteht, die jedoch einen gemeinsamen Körper bilden und von einem Reflector umschlossen werden. Unter den ausführlicher beschriebenen Organen findet sich auch zu dieser Anordnung kein Analogon. Die einzigen

Organe, die überhaupt aus mehreren Drüsen bestehen, sind die Tentakelorgane der Onchocephaliden. »Entweder sind es viele einzelne Drüsenkörper, welche getrennt ausmünden, oder es ist eine große vielgewundene oder mehrere zu einer vereinigte Drüse mit nur einer Öffnung an der ventralen Seite. Reflector, Pigmentmantel, Zerfall von Zellen und Ersatz derselben fehlen hier.« (Brauer.) Daß es sich hier nicht um sehr nahe verwandte Formen handeln kann, geht vor allem aus dem letzten Satze hervor. Ich vermute, daß man es hier mit ähnlichen Bildungen zu tun haben wird, wie sie v. Lendenfeld bei *Malthopsis* beschrieben hat. Sie weichen nach Abbildung und Beschreibung so weit von den übrigen Organen ab, daß es mir zweifelhaft ist, ob ihnen überhaupt eine Leuchtfunktion zugeschrieben werden kann.

In unserm Falle handelt es sich dagegen um Bildungen, die mit den suborbitalen Organen der Stomiatiden sicherlich eine große Ähnlichkeit haben. Die Zusammensetzung ist die gleiche: Drüsenkörper, Reflector, Pigmentmantel; Blut und Nerven dringen in beide scheinbar in ähnlicher Weise ein, ja selbst die Abblendungsvorrichtung findet sich bei den Stomiatiden wieder, wie oben gezeigt. Es handelt sich also bei beiden möglicherweise um homologe Bildungen, die nur in verschiedener Richtung differenziert sind. Vielleicht ist man unter dieser Voraussetzung berechtigt, aus den offenen Organen unsrer Carangiden Rückschlüsse auf die Entstehung der geschlossenen Drüsen bei den Stomiatiden zu ziehen. Das würde bedeuten, daß wir auch für deren Phylogenese ein Stadium anzunehmen hätten, in dem sie sich aus einer Gruppe von einzelnen offenen Drüsen aufbauten. Der Knäuel von Drüsenschläuchen, den die Organe jetzt zeigen, läßt sich sehr gut erklären von der Annahme aus, daß diese ursprünglich offenen Drüsen sich geschlossen haben und die einzelnen Schläuche sich möglichst eng zusammendrängten und umeinander aufwanden. Brauer leitet nach den Bildern, die ihm jugendliche Organe geboten haben, sie offenbar von einer einzigen Drüse mit großem centralen Lumen ab, deren Wand durch Einfaltung die unregelmäßigen Drüsenräume gebildet hat. Bei dieser Ableitung würden wir also in der Ähnlichkeit der beiden Organtypen eine Convergenz zu sehen haben — nichts auffallendes, denn bei dem Auftreten ähnlich gebauter Leuchtorgantypen in ganz verschiedenen Gruppen der Fische spielt die Convergenz sicher eine sehr große Rolle. Dies Auftreten so hoch spezialisierter, nach demselben Plane gebauter Organe, zerstreut über den Stamm der Fische, ist recht auffällig; um so mehr, da wir gar nicht recht wissen, von welchen andern Bildungen wir die Leuchtorgane ableiten sollen. Handelte es sich um

Landwirbeltiere, so ständen uns in der Haut Drüsengebilde genug zu Gebote, die durch Funktionswechsel zu Leuchtdrüsen hätten umgestaltet werden können. Speziell bei den suborbitalen Organen böte sich eine Homologisierung mit den Meibohmschen Drüsen fast von selbst dar; ganz speziell bei den Organen, die wie die unsrer Carangiden, aus Einzeldrüsen aufgebaut sind. Leider kennen wir bei Fischen sonst derartige alveoläre Hautdrüsen gar nicht. Einzellige Schleimdrüsen ist das einzige was dort vorkommt. Von ihnen hat man denn auch meist die Leuchtorgane abzuleiten gesucht. Aber zwischen den einfachen Schleimzellen und der tief in die Cutis verlagerten Leuchtdrüse klafft ein Spalt, über den einstweilen keine Brücke führt. Einer Anregung Maurers folgend, hat Gatti versucht, die Leuchtorgane von den Perlorganen abzuleiten und mit den Sinnesknospen in Beziehung zu bringen. Zwingend scheinen mir die Schlüsse seiner merkwürdig wenig beachteten Arbeit nicht.

Zu meinem größten Bedauern ist es mir nicht gelungen, von meinen Leuchtfischen embryonales Material oder auch nur junge Tiere zu erhalten. Sie hätten möglicherweise einen Einblick in die Entstehung der Organe gewährt, da hier ja auch im ausgebildeten Zustande noch offene Drüsen vorhanden sind, also das Organ in dieser Richtung einen ursprünglichen Charakter zeigt. Erwähnen möchte ich, daß sich auf der ganzen Rückseite der Organe, bei *Photoblepharon* auch auf der Lidfalte, im Epithel zahlreiche Drüsenzellen finden vom Habitus der gewöhnlichen Schleimzellen. Vielleicht ist die Ansammlung dieser Zellen in der Umgebung des Leuchtorgans ein Hinweis darauf, daß sie mit seiner Entwicklung im Zusammenhang stehen; jetzt haben sie jedenfalls den Zweck, für die Bewegungen der Organe durch ihr Secret eine möglichst günstige Gleitfläche zu schaffen.

Mit der eigenartigen Befestigung und Gestaltung der Organe stehen noch eine Anzahl Einrichtungen in Verbindung, die kein Analogon unter den bisher bekannten Organen haben. So die Knorpelspangen, die als Stützen dienen, mit ihrer merkwürdigen Befestigung vorn in der Nasengegend. Abweichend von dem Gewohnten ist besonders auch die Verteilung der Blutgefäße in ihrer ganz regelmäßigen Anordnung. Diese sind aber alles Punkte von untergeordneter Bedeutung. Ob der Reflector sich von den sonst bekannten unterscheidet, wage ich nicht sicher zu behaupten. Es hat sich von den letzten, mit moderner Technik arbeitenden Untersuchern keiner eingehend über ihn ausgesprochen, so daß ich nicht weiß, ob die Gestalt der Zellen, die mir auffallend erscheint, nicht bei vielen Reflectoren wiederkehrt.

Im ganzen genommen, ergibt die vergleichende Betrachtung, daß unsre Organe in die Gruppe der im engeren Sinne drüsigen Leuchtorgane gehören. Unter diesen nehmen sie aber eine Sonderstellung ein, charakterisiert einmal durch die eigenartige Befestigung, die ein Abblenden des ganzen Organs in origineller Weise gestattet, anderseits durch den Bau des Drüsenkörpers, der dadurch besonders interessant erscheint, daß er aus einer Anzahl offener Einzeldrüsen besteht. Die meisten Vergleichspunkte mit unsern Organen bieten die suborbitalen Leuchtdrüsen der Stomiatiden.

Physiologischer Teil.

Die Beobachtungen über das Leuchten lebender Fische sind bisher recht spärlich. Der Grund dafür liegt, wie ohne weiteres einzusehen, darin, daß die allermeisten Leuchtfische Bewohner der Tiefsee sind und daher beim Heraufbringen an die Oberfläche so plötzlichen Veränderungen aller Lebensbedingungen ausgesetzt werden, daß sie tot oder sterbend in die Hände der Beobachter gelangen. Bei den großen Tiefsee-Expeditionen hat man hinreichend Erfahrungen in dieser Hinsicht gemacht. Von der Challenger-Expedition wird als besonders wichtige Beobachtung berichtet, daß ein *Scopelus*, als er nachts heraufkam, wie ein leuchtender Stern im Netz gehangen habe; bei der Valdivia-Expedition, wo besonderer Wert auf derartige Untersuchungen gelegt und alle Tiefseetiere in der Dunkelkammer auf ihr Leuchtvermögen untersucht wurden, sind die Resultate ebenfalls sehr spärlich. Nähere Beobachtungen oder gar Experimente sind bei keiner dieser Gelegenheiten gemacht worden, immerhin stellte man fest, daß das Leuchten von den Stellen ausging, die man ihres Baues wegen nach längerer Diskussion für Leuchtorgane zu halten geneigt war. GÜNTHER sagt im Bericht über die Fische der Challenger-Expedition noch des weiteren, daß Reizung keine Wirkung auf die Organe eines *Scopelus* gehabt habe. In jüngster Zeit hat dann MANGOLD durch einen glücklichen Zufall in Neapel Gelegenheit gehabt, eine Anzahl Exemplare von *Maurolicus Pennantii*, einem Sternoptychiden »lebend und munter« über eine Stunde lang zu beobachten und mit ihnen Experimente anzustellen. Seine Resultate sind von hohem Interesse und müssen hier als wichtigstes Vergleichsmaterial etwas ausführlicher wiedergegeben werden.

1) Spontanes Leuchten trat bei ungereizten Tieren nicht auf.

2) Mechanische Reize: »Mechanische Reizung eines im Wasser stehenden oder schwimmenden Fisches mit Glasstab oder Pinzette

gab nur schwaches Aufblitzen, während stärkere Berührung mit der Pinzette, wenn ein Tier auf der Glasplatte lag, zunächst an der Reizstelle helles Aufleuchten verursachte, welches sich auch auf andre Organe verbreitete. Es sei bemerkt, daß das Herauslegen der Fische auf eine Glasplatte an sich kein Leuchten erregt. Am weitesten ausgebreitet und am andauerndsten trat das Leuchten auf, wenn ich ein Tier in die Hand nahm . . . und seitlich etwas quetschte. . . . Dabei konnte ich feststellen, daß sämtliche . . . Organe, auch die am Kopfe, tatsächlich zu leuchten vermögen. . . . Es war bei allen Reizungen stets ein ruhiges, nicht flackerndes Licht, das von den Leuchtorganen ausging.«

3) Elektrische Reize: ». . . Auch wenn ich sie unter Wasser mit den Elektroden eines Tetanisierapparates berührte, worauf stets Flucht erfolgte, war keine Phosphorescenz zu sehen. Legte ich dagegen ein Tier auf eine Glasplatte, um die tetanisierenden Induktionsströme besser zuführen zu können, so hatte die Reizung stets ein Leuchten zur Folge, welches zunächst in den der Reizstelle benachbarten Organen auftrat, um gleich darauf auch in andern zu erscheinen.«

4) Chemische Reize: »Brachte ich einen *Maurolicus* in Süßwasser, so erfolgte lange andauernde Phosphorescenz. Dagegen hatte Aufträufeln von starker Kochsalzlösung auf ein im Wasser befindliches oder auf der Glasplatte liegendes Tier keine sichtbare Wirkung. Selbst bei verdünnter Schwefelsäure . . . blieb eine Wirkung aus. Die gleiche Indifferenz gegen chemische Reize zeigte sich auch gegenüber Giften, von welchen ich Pilokarpin, Kokain und Atropin anwendete. . .«

Das Organ glänzt bei dieser Form in verschiedenen Farben, bedingt durch die Entstehung von Schillerfarben am Reflector.

Weiter liegen noch Beobachtungen vor über das Leuchten von pelagischen, in tieferen Wasserschichten lebenden Selachiern. JOHANN, der die Leuchtorgane von *Spinax niger* studierte, führt in seiner Arbeit die Übersetzung einer Stelle aus BENNETTS: Narrative of a whaling Voyage round the globe (London 1840) an, die sich auf das Leuchten von *Squalus* (*Isistius*) *fulgens* bezieht und die ich hier wiedergebe: »Als es dunkel geworden war, wurde der Fisch mit einem Netze gefangen. Er glich einem *Pyrosoma* und gab ein phosphoreszierendes Licht von sich. . . . Der Fisch wurde darauf in ein Aquarium gesetzt und darin bis zu seinem Tode, der 3 Stunden nach dem Fang eintrat, beobachtet. . . . Die ganze Unterfläche des Körpers und des Kopfes schickten ein lebhaftes, grünlich phosphoreszierendes Licht aus. . . .

Als der Hai tot war, verschwand die Lichterscheinung vollständig vom Hinterleib und nach und nach von den vorderen Teilen.«

Bei *Spinax niger* selbst wurde das Leuchten in Neapel von BEER beobachtet, wie JOHANN in einem Nachtrag zu seiner Arbeit mitteilt.

»Das Leuchten des Tieres war . . . auf 3 bis 4 Meter sichtbar, und ich zweifle nicht, daß es bei einem nicht moribunden Tier intensiver sein kann. Die ganze Bauchseite des Tieres von der Schwanzflosse bis an das Maul erglomm in einem schwachen grünlichen Schein, wie wenn sie schwach mit Phosphor oder einer Leuchtfarbe bestrichen gewesen wäre, doch mit dem Unterschied, daß das Leuchten in kurzen Intervallen verschwand, wieder zum Vorschein kam, beträchtlich intensiver wurde usw. Durch mechanischen Reiz, Streichen mit dem Finger über die Bauchhaut, Kneipen der Bauchhaut, Beklopfen, konnte keine Veränderung des Leuchtens oder Nichtleuchtens hervorgerufen werden, hingegen schien elektrische Reizung (Drähte von der sekundären Spule, Schlittenapparat, Stromstärke, welche direkte Muskelreizung bewirkte) Leuchten auszulösen. Elektrische Reizung des Rückenmarkes bewirkte an dem zuletzt moribunden Tiere, das kein Licht mehr von sich gab, kein Aufleuchten.«

Das Leuchten von *Spinax niger* ist übrigens auch von BURKHARDT beobachtet worden, und zwar in etwas merkwürdiger Weise am Tageslicht. BURKHARDT erhielt in Neapel $^1/_2$ Dutzend lebende Exemplare. "I was greatly struck at the time by the splendour of the spectral colours which these fishes exhibited, and of which, so far as I am aware, no mention anywhere in literature seems to have been made. This latter circumstance induced me therefore to prepare a coloured sketch of this phenomenon from these fishes. A later scrutiny of this sketch convinced me of the fact that I had been able to observe the phosphorescence of these organs by daylight, so strong was their luminous power."

Besonders wichtig sind nun endlich noch die Beobachtungen von GREENE an *Porichthys notatus*. Hier handelt es sich nämlich um einen Oberflächenfisch, wie bei unsern Carangiden. Der Autor hatte Gelegenheit, eine größere Anzahl von Exemplaren in voller Lebenskraft zu untersuchen, die Resultate entsprechen also hier zuverlässig dem normalen Verhalten des Tieres, was man von den vorhin zitierten Beobachtungen nicht sagen kann.

1) Spontanes Leuchten: The fish was observed in the dark when quiet and when violently excited, but, with a single exception, only

negative results were obtained. Once a phosphorescent glow of scarcely perceptible intensity was observed when the fish was pressed against the side of the aquarium.

2) und 3) Chemische und mechanische Reize: A live fish put into an aquarium of seawater made alkaline with ammonia water, exhibited a most brilliant glow along the location of the well-developed organs. Not only did the lines of organs shine forth, but the individual organs themselves where distinguishable. The glow appeared after about five minutes, remained prominent for a few minutes, and then for twenty minutes gradually became weeker until it was scarcely perceptible.

4) Elektrische Reize: No result followed relatively weak stimulation of the fish, although such currents produced violent contractions of the muscular system of the body. But when a current strong enough to be quite painful to the hands while handling the electrodes was used, then stimulation of the fish called forth a brilliant glow of light from apparently every well-developed organ in the body. All the lines on the ventral and lateral surfaces of the body glowed with a beautiful light, and continued to do so while the stimulation lasted. . . . I was also able to produce the same effect by galvanic stimulation, rapidly making and breaking the current by hand.

5) Art des Leuchtens: The light in *Porichthys* was, as near as could be determined by direct observation a white light. When produced by electrical stimulation it did not suddenly reach its maximal intensity, but came in quite gradually and disappeared in the same way, when the stimulation ceased. The light was not a strong one, only strong enough to enable one to quite easily distinguish the apparatus used in the experiment.

Das ist alles was wir von ausführlichen Beobachtungen und Experimenten an Leuchtfischen kennen. Die Resultate stimmen unter sich ziemlich überein. Charakteristisch ist vor allem, daß bei *Maurolicus* und bei *Porichthys* spontan kein Leuchten bemerkbar war. Für *Porichthys* bedeutet das, daß das Tier für gewöhnlich ohne Reize überhaupt nicht leuchtet; hier ist auch noch die Beobachtung GREENES zu erwähnen, daß er Leuchten nur bei den männlichen Tieren erzielen konnte, die nach der Laichzeit am Strande die junge Brut hüteten. Im tiefen Wasser gefangene Tiere (zwei Exemplare) waren auf keine Weise zum Leuchten zu bringen. Vielleicht handelt es sich hier also um eine Funktion, die nur bei dem zur Laichzeit allgemein gesteigerten Stoffwechsel zur Entfaltung kommt. Ob *Maurolicus* normal nicht leuchtet, ist weniger sicher, aber sehr wahrscheinlich, da die veränderten Lebensbedingungen beim Heraufkommen an die Meeresoberfläche vermutlich reizend wirken und Leuchten hervorrufen können. Man könnte dies Argument eher im umgekehrten Falle bei *Spinax* und *Squalus* geltend machen und deren Leuchten bei der Beobachtung auf einen ungewohnten Erregungszustand schieben.

Der zweite wichtige Punkt ist die träge Reaktion auf Reize. Chemische wirken am wenigsten; viele starke Reize (Schwefelsäure!) bleiben ganz ohne Einfluß. Auch für mechanische und elektrische Reize liegt die Reizschwelle sehr hoch, besonders ist bei elektrischen interessant, daß Ströme, die zu heftigen Muskelerregungen führten, die Leuchtorgane noch unerregt ließen (*Porichthys*). Die Art der Reaktion, allmähliches Ansteigen der Intensität, nach einem mehr oder weniger kontinuierlichen Maximum langsames Erlöschen, ist ebenfalls allen Untersuchungsobjekten gemeinsam.

Meine Befunde weichen von diesen bisher bekannten Tatsachen vor allem in einem Punkte von größter Wichtigkeit ab: die Organe von *Anomalops* wie von *Photoblepharon* leuchten spontan, und zwar mit konstantem Licht. Zuerst fiel mir diese Tatsache schon ohne weiteres auf, als ich die Tiere im Freien beobachtete. Die Schar von *Photoblepharon*, die wir einmal dicht beisammen am Grunde stehen sahen, habe ich etwa eine halbe Stunde lang hintereinander aus unmittelbarer Nähe beobachtet, und es hat sich niemals ein plötzliches Verlöschen und Aufblitzen gezeigt. In der Gefangenschaft konnte ich die Tiere mit Muße beobachten; ich habe sie Tag und Nacht unter Kontrolle gehabt und nie bemerkt, daß das Licht erloschen wäre oder auch nur eine nennenswerte Intensitätsschwankung gezeigt hätte. Dieser Punkt ist nicht ganz sicher festzustellen, da, wenn man mit den Tieren am Tage in die Dunkelkammer geht, sich das Auge erst adaptieren muß — wie wichtig die Rolle der Adaptation ist, werden wir später sehen. Ich kann aber sagen, daß ich nach Verdunkeln des Zimmers stets sofort den Eindruck intensiven Leuchtens hatte. Außerdem war auch am hellen Tage ein starker grünlicher Glanz in den Organen wahrnehmbar, den ich jederzeit gleichmäßig gesehen habe. Daß bei *Anomalops* die Verhältnisse etwas komplizierter liegen, wurde schon früher erwähnt. Dieses Tier blendet sein Leuchtorgan in Zwischenräumen ab; bei Beobachtung in der Gefangenschaft ließ sich aber ohne Mühe feststellen, daß dabei eben nur die Lichtquelle verdeckt wurde, das Leuchten selbst aber fortdauert. Wir haben also hier ein Leuchten vor uns, das Tag und Nacht gleichmäßig anhält, so lange der Fisch lebenskräftig ist. Ja, wie aus den oben bemerkten Gewohnheiten der Fischer von Banda hervorgeht, die das herausgeschnittene Organ als Köder benutzen, erhält sich seine Leuchtkraft auch nach der Trennung vom übrigen Körper noch für mehrere Stunden.

Von Reizversuchen ist wenig zu berichten. Von mechanischen habe ich nur Berühren des Tieres, Pressen, in die Handnehmen versucht. Ohne das geringste Resultat. Für chemische Reize war die Auswahl meiner Reagenzien sehr gering, da ich auf meine Betäubungs- und Konservierungsmittel angewiesen war. Alkohol, Formol, Sublimat, Chloroform hatten alle insofern das gleiche Resultat, als bei keinem eine Erhöhung der Lichtintensität eintrat. Wandte ich sie in zur Konservierung der Tiere geeigneter Konzentration an, so erlosch das Leuchten verschieden schnell, aber immer in der gleichen Weise, allmählich abnehmend, ohne Aufblitzen und Remissionen.

Beim Konservieren änderte sich deutlich sichtbar die Beschaffenheit des Leuchtkörpers. Während er im Leben des Fisches völlig klar und durchsichtig erschien, nahm er beim Abtöten eine opake Beschaffenheit an. Sie beruht zweifellos auf der Gerinnung des leuchtenden Secretes, das ja im Leben, um seinen Zweck zu erfüllen, außer der Fähigkeit, Licht auszusenden, auch noch die Eigenschaft völliger Durchsichtigkeit haben muß. Bei dieser Gerinnung nahm das Organ scheinbar an Umfang zu, da der Leuchtkörper eben wegen seiner vollkommenen Durchsichtigkeit bei der Betrachtung im Leben gar nicht deutlich abzuschätzen ist. Ich erwähne diese Veränderung deshalb, weil sie von den Beobachtungen Greenes und Mangolds abweicht. Bei ihnen blieb der vordere Teil des Leuchtorgans völlig klar, so daß sie am toten Tiere noch Beobachtungen über die Brechkraft der als Linsen gedeuteten Zellen anstellen konnten. Dies weist auf eine ganz verschiedene Beschaffenheit des Plasmas der beiden Zellarten hin. Der Punkt erscheint mir deshalb wichtig, weil vielfach die Anschauung geäußert worden ist, die Linsenzellen seien Differenzierungen aus demselben Drüsengewebe, das die Leuchtzellen liefert. Nach meiner Auffassung sind Linsen- und Leuchtzellen von vornherein verschieden, und es existieren keine Übergänge zwischen ihnen, wenn sie auch beide aus dem gleichen epidermoidalen Keimlager stammen. (Vgl. das Verhalten bei *Spinax* und *Porichthys*.)

Die Konstanz des Lichtes gestattete mir nun auch Beobachtungen über seine Intensität. Derartige Untersuchungen waren um so interessanter, als Angaben über die Intensität des Leuchtens bei Fischen eigentlich noch gar nicht vorlagen. Die meisten Beobachter beschränken sich auf ganz allgemeine Bemerkungen. Nähere Notizen finden sich bei GREENE; nach seiner Angabe ist das Licht von *Porichthys* nicht stark, die Summe des Lichtes aller Organe ist eben ausreichend, um dabei den zur elektrischen Reizung benutzten Apparat bequem zu erkennen.

Bei *Spinax niger* ist das Leuchten nach BEER auf 3—4 Meter zu erkennen, an einem moribunden Tiere.

Für *Maurolicus* macht MANGOLD überhaupt keine Angaben über die Intensität; sie scheint also recht gering gewesen zu sein.

Über das Leuchtvermögen unsrer Objekte liegen schon von zwei früheren Beobachtern Angaben vor. VORDERMAN berichtet, daß das Licht konstant ist und stellt seine Farbe und Intensität etwa gleich der der auf den Molukken vorkommenden Lampyriden.

WEBER hatte beim Aufenthalt der Siboga-Expedition auf Banda ebenfalls Gelegenheit, die Fische lebend zu beobachten und hat auch Untersuchungen über die Intensität des Leuchtens angestellt. Um den üblichen, aber naturgemäß unsicheren Angaben, in welcher Entfernung beim Licht der Tiere noch die Uhrzeiger erkannt werden können, zu entgehen, versuchte er eine exaktere Bestimmung und verfuhr dabei in folgender Weise. Das Licht wurde beobachtet durch eine Metallröhre, die am Ende bis auf eine schmale Spalte verschlossen war. Vor diese Spalte wurden nun berußte Gläser verschiedener Dichte geschoben, bis das Licht zum Verschwinden gebracht wurde. Später wurde bestimmt, daß diese Gläser die Intensität des weißen Lichtes auf $^1/_{780}$ herabsetzten. Dieser Versuch war sicher sehr dankenswert, sein Resultat ist aber nichts weniger als einwandfrei. Einen Punkt hebt WEBER selbst hervor. Die benutzten Gläser erwiesen sich bei der spektroskopischen Untersuchung als undurchlässig für blaues Licht, während die dem roten Ende des Spectrums angehörigen Strahlen wenig geschwächt passierten. Da nun das Licht der Leuchtorgane einen grünlich-blauen Farbton hat, so ist sicher seine Intensität beträchtlicher als die von WEBER angegebene.

Außerdem sind aber auch zwei weit wichtigere Einwände zu machen. Einmal ist der Punkt, an dem die Lichtwahrnehmung verschwindet, nicht wirklich exakt zu bestimmen. Immerhin sind diese Schwellenwerte für die Lichtempfindung ziemlich scharf markiert, wie physiologische Untersuchungen der letzten Jahre ergaben. Vor allem ließe sich diese Schwierigkeit einigermaßen beseitigen, wenn alle zu dem ganzen Versuch gehörigen Beobachtungen von derselben Person gemacht werden, damit die persönliche Gleichung immer dieselbe bleibt. Viel wichtiger ist der zweite Punkt. Es fehlt in den Weberschen Beobachtungen eine Angabe über den Adaptationszustand seines Auges. Nun ist die Adaptationsbreite eine so enorme, daß ohne Fixierung in dieser Beziehung auch nur annäherungsweise eine Wertung der Resultate gar nicht möglich ist. Die Lichtempfindlichkeit des dunkeladaptierten Auges übertrifft die des helladaptierten je nach der Individualität um das 1400 bis 8000 fache! Selbst nach 3 Minuten Aufenthalt im Dunkelzimmer läßt sich die Lichtempfindlichkeit durch weitere Dunkeladaptation noch um mehr als das Tausendfache steigern. Es ergibt sich hieraus wohl ohne weiteres, daß die Angaben Webers wenigstens in der Form, wie sie in dem Reisebericht der Siboga-Expedition gemacht werden, für eine einigermaßen exakte Bestimmung der Lichtintensität unbrauchbar sind.

Mir standen bei meinem Aufenthalt auf Banda leider keine Instrumente zur exakten photometrischen Bestimmung zur Verfügung. So mußte ich zu dem alten Verfahren greifen und stellte fest, daß das Leuchtorgan eines *Photoblepharon* nach 5 Minuten Aufenthalt im dunklen Zimmer die Uhr noch in 2 Meter Entfernung deutlich ablesen ließ. Nach meiner Rückkehr nach Leipzig versuchte ich auf dieser Basis einen exakten Wert für die Intensität des Lichtes zu berechnen. Die betreffenden Versuche wurden im physiologischen Institut ausgeführt, Herr Privatdozent Dr. von Brücke unterstützte mich dabei in der freundlichsten Weise, wofür ich ihm großen Dank schuldig bin. Die Versuchsanordnung war sehr einfach. Als Lichtquelle wurde ein mit Pauspapier verklebter Spalt benutzt, der von rückwärts durch eine nach allen andern Richtungen lichtdicht abgeschlossene Osramlampe beleuchtet wurde. Zwischen Lichtquelle und Auge wurde ein keilförmiger Trog eingeschaltet, der mit Methylenblaulösung gefüllt wurde. Durch geeignete Wahl der Konzentration und der Dicke der zu durchleuchtenden Schicht gaben wir dem Licht einen ähnlich grünen Farbton und schätzungsweise die gleiche Intensität, wie ich sie von meinen Beobachtungen am lebenden Organ in Erinnerung hatte. Ein nach etwa 5 Minuten Dunkeladaptation von mir angestellter Versuch ergab, daß ich an der gleichen wie auf Banda benutzten Uhr jetzt die Zeiger in 1,75 Meter Entfernung zu erkennen vermochte. Daraus ergibt sich, daß die Intensität der gewählten Lichtquelle 0,75 von der des Leuchtorgans betrug. Dieses Licht wurde nun verglichen mit dem einer Paraffinkerze, deren Intensität zu $^4/_5$ einer Normal-Meter-Kerze bestimmt wurde. Es ergab sich der Wert von 0,0018 M.K. Daraus folgt für das Leuchtorgan, dessen Intensität wie oben festgestellt $^4/_3$ von der der benutzten Lichtquelle betrug, ein Wert von 0,0024 M.K.

Um nun aber auch die Weberschen Angaben heranzuziehen, verfuhren wir folgendermaßen. Zwischen Lichtquelle und Auge wurde ein Episkotister eingeschaltet (d. h. eine kreisrunde Pappscheibe, in der Sektorenausschnitte zum Durchlassen des Lichtes angebracht wurden). Wir wählten einen Ausschnitt von etwas weniger als $^1/_2$ Grad. Dadurch muß nach einfachen Überlegungen die Intensität der Lichtquelle auf weniger als $^1/_{720}$, also näherungsweise auf $^1/_{780}$ reduziert werden. Durch Regulierung des Troges mit der Methylenblaulösung wurde eine Konzentration gefunden, bei der das Licht der Lichtquelle durch den rotierenden Episkotister gerade zum Verschwinden gebracht wurde. (Es zeigte sich dabei übrigens, daß Herrn Dr. von Brückes und meine Augen sich in der Wahrnehmung des Lichtes durchaus nicht gleich verhielten.) Die Intensität der so erhaltenen Lichtquelle wurde dann in der oben angegebenen Weise photometrisch bestimmt. Bei einem Versuche, der nach kürzerer (etwa 4 Min.) Dunkeladaptation angestellt wurde, ergab sich ein Wert von 0,00012 M.K., also $^1/_{20}$ des oben nach meiner Beobachtung gefundenen Wertes. Bei längerer Adaptation gingen die Werte so weit herunter, daß sie sich in der von uns benutzten Weise photometrisch überhaupt nicht mehr bestimmen ließen. Für die Tatsache, daß der höchste von uns erhaltene Wert $^1/_{20}$ des auf dem andern Wege gefundenen betrug, ist vielleicht der Umstand verantwortlich zu machen, daß, wie oben gesagt, die von Weber benutzten Gläser das blaue Licht so stark absorbierten, also das Licht der Leuchtorgane relativ zu stark schwächten.

Dieser geringe Wert der Lichtintensität wirkt etwas überraschend. Dabei ist er aber im Verhältnis zu den sonst beobachteten Intensitäten noch immer sehr hoch. Die Intensität beispielsweise einer Kolonie von Leuchtbakterien betrug auf den Quadratmillimeter 0,000000000785 Hefner-Kerzen. Etwas übertroffen werden meine Zahlen von dem Wert, den Dubois schätzungsweise für das Brustorgan des leuchtenden Käfers *Pyrophorus* angibt, nämlich $^1/_{150}$ M.K. Der physiologische Effekt ist im Verhältnis zu diesen Werten sehr stark. In den biologischen Bemerkungen habe ich auf den mächtigen Eindruck hingewiesen, den das Leuchten auf mich machte, als ich es zum ersten Male im freien Wasser sah. Ein guter Teil der Wirkung ist auf die extreme Dunkeladaptation zu schieben, in der sich das Auge während einer mondlosen Tropennacht befindet. Bei *Anomalops*, dessen Licht an sich schwächer ist, als das von *Photoblepharon*, wird die Wirkung noch bedeutend erhöht durch den intermittierenden Charakter des Leuchtens. Einen Sinn für diese Angewohnheit zu finden ist schwer. Der einzig passende Vergleich scheint mir der mit dem intermittierenden Leuchten der Lampyriden zu sein. Dort könnte man vielleicht versucht sein, in der rhythmischen Veränderung der Lichtstärke gar keine speziellen Zwecken angepaßte Einrichtung zu sehen, sondern etwa eine reine Folgeerscheinung der Atmung oder der Flugbewegung. Hier kann davon natürlich nicht die Rede sein; vielleicht führt gerade dieser Vergleich dazu, für beide Einrichtungen den Zweck in einer Irreführung von Verfolgern zu suchen. Damit würde die unregelmäßige, zickzackartige Fortbewegung gut übereinstimmen, die wir beim Flug der Lampyriden wie beim Schwimmen von *Anomalops* finden. Die Art des Lichtes ist ja bei beiden Tierformen ziemlich ähnlich, sie hat VORDERMAN schon dazu geführt, beide in Vergleich zu stellen. Eine Bestimmung der Intensität des Lampyridenlichtes nach der hier befolgten Methode wäre als Vergleichswert interessant.

Bei allen meinen Versuchen mit den beiden Fischformen habe ich nie bemerkt, daß von den Organen leuchtendes Secret ins Wasser entleert worden wäre. Dagegen gibt VORDERMAN an, daß bei dem Herauspräparieren der Leuchtorgane aus dem lebenden Tier seine Fingerspitzen für einige Augenblicke leuchtend geblieben seien. Diese Befunde sind von großem Interesse im Hinblick auf den Bau der in Rede stehenden Organe, die zu den offenen gehören.

Im ganzen genommen läßt sich vom unteren Organ sagen:

1) Sie leuchten konstant.

2) Ihre Helligkeit ist vom Willen des Tieres unabhängig. Sollen sie verdunkelt werden, so geschieht dies durch Abblenden.

3) Gegen chemische und mechanische Reize sind sie weitgehend unempfindlich — nie war dadurch eine Steigerung der Intensität herbeizuführen.

4) Der Leuchtvorgang spielt sich innerhalb des Drüsenkörpers ab. Im unversehrten Zustande wird kein leuchtendes Secret ins Wasser entleert. Das Secret vermag jedoch auch außerhalb des Organs zu leuchten.

5) Die Intensität des Lichtes beträgt nach allerdings sehr primitivem Meßverfahren 0,0024 M.K.

Bei dem Versuche, die hier gewonnenen Resultate mit den bisher bekannten zu vergleichen und daraus allgemeine Schlüsse zu ziehen, ist nicht zu erwarten, daß sich für die Theorie des Leuchtvorganges neue Gesichtspunkte ergeben. Bei einem so anziehenden und zugleich der physiologischen Beobachtung so schwer zugänglichen Gebiet hat es nicht an den mannigfaltigsten Hypothesen und theoretischen Deduktionen gefehlt. Das Resultat dieser Arbeit kann nur sein, die eine oder andre der vorgebrachten Anschauungen zu stützen.

Bei dem Vergleich mit den bisherigen Beobachtungen fällt vor allem die fundamentale Differenz in der Art des Leuchtens auf. Hier Konstanz eines starken Lichtes, dort in den meisten Fällen spontan überhaupt kein Leuchten. Diese Differenz scheint mir geeignet, die Gründe, mit denen ich eine Sonderung der bekannten Leuchtorgane nach ihrem Bau in zwei große Gruppen zu rechtfertigen suchte, auch vom physiologischen Standpunkte, zu unterstützen. Die Organe von *Maurolicus* und *Porichthys* gehören ausgesprochen der zweiten Gruppe an, die meines Erachtens nicht von einer Drüse abzuleiten ist. *Spinax*, bei dem ein spontanes Leuchten angegeben wird, steht in bezug auf den Bau seiner Leuchtorgane auf einer ganz primitiven Stufe, da sie noch rein epidermoidalen Charakter haben.

Von diesem Gesichtspunkt ausgehend, ist man vielleicht berechtigt, für alle in diese Gruppe gehörigen Leuchtorgane ein konstantes Licht anzunehmen. Es würde sich da einmal um die Tentakelorgane der Ceratiiden und Onchocephaliden handeln. Hier ist nur die schon mehrfach gemachte Einschränkung zu wiederholen, daß für die eigenartigen, ganz abweichend gebauten Organe der Onchocephaliden eine Leuchtfunktion durchaus noch nicht erwiesen ist. Sicher gehören dagegen hierhin die zweite Gruppe Brauers und speziell sein dritter Typus, die suborbitalen Organe der Stomiatiden. Auf ihre Funktion lassen die Befunde an unsern Fischen die sichersten Rückschlüsse zu, da, wie oben ausgeführt, der Bau der beiden Organtypen eine weitgehende Convergenz zeigt. Dies gilt speziell auch von dem Abblendungsmechanismus. Als solchen hatte Brauer einen Muskel gedeutet, der am ventralen Rande des Leuchtkörpers ansetzt. Meine Befunde bestätigen in schönster Weise diese Auffassung. Wie mir Geheimrat Chun mitteilte, ist auf der Valdivia-Expedition auch tatsächlich an einem *Echiostoma* diese Abblendung im Leben beobachtet worden.

Daß die Organe der ersten Gruppe sich in der Art ihres Leuchtens von denen der zweiten unterscheiden, wird verständlich, wenn man den ganz verschiedenen Gebrauch bedenkt, den ihre Träger von ihnen machen. Die Organe der ersten Gruppe stehen fast alle in direkter Beziehung zum Nahrungserwerb. Entweder sie sitzen auf Barbeln oder Tentakeln, und wirken dann als Lockmittel oder Laternen, oder sie liegen in der nächsten Umgebung des Auges und dienen dann offenbar als Scheinwerfer. Schöner und klarer ist dieses Prinzip bei keinem Fisch durchgeführt als bei unsern Untersuchungsobjekten. Die Organe liegen hier unmittelbar unter dem Auge, so nahe, daß bei aufgeklapptem Organ ihr oberer Rand bis an den unteren Pupillenrand hinaufreicht. Der aus ihnen ausstrahlende Lichtkegel fällt genau in die Blickrichtung des Auges, beleuchtet also gerade das Gesichtsfeld des Tieres. Das Auge selbst liegt völlig im Schatten, gedeckt durch das auf der Rückseite des Organs reichlich entwickelte Pigment. Die ganze Gestaltung des Organs ist seiner Aufgabe als Scheinwerfer aufs deutlichste angepaßt. Vielleicht steht auch die merkwürdig regelmäßige Anordnung der einzelnen Drüsenschläuche damit in Zusammenhang, in dem Sinne, daß durch sie ein möglichst ungehindertes Ausstrahlen des Lichtes senkrecht zur Oberfläche des Reflectors ermöglicht wird.

Der Zweck der zweiten Organgruppe muß entschieden ein ganz andrer sein. Dafür spricht die große Zahl von kleinen Einzelorganen und ihre Anordnung in Reihen an den Seiten des Körpers, so daß das von ihnen ausstrahlende Licht keine Beziehung zu dem Gesichtsfelde des Tieres haben kann. Zu den älteren Deutungen ist letzthin durch BRAUER eine sehr ansprechende getreten, wonach es sich hier um Zeichnungen handeln soll, die, vom schwarzen Grunde der Körperwand sich wirkungsvoll abhebend, in gleicher Weise wie die Pigmentfarben der Oberflächenformen zur Erkennung der Arten bzw. der Geschlechter dienen sollen. So sympathisch diese Auffassung ist, so möchte ich doch nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß die Art des Leuchtens eigentlich für diesen Zweck nicht recht geeignet scheint. Man sollte für diesen Fall eher ein kontinuierliches Leuchten erwarten als ein nur auf Reize hin auftretendes. Dies scheint eher zu den alten Hypothesen zu passen, die an eine Schreckwirkung des plötzlichen Aufblitzens der zahlreichen seitlichen Organe denken. Die bisher ausgeführten Reizversuche haben aber noch zu keiner klaren Vorstellung über die Art des Leuchtens dieser Gruppe geführt; vielleicht haben wir auch den adäquaten Reiz noch nicht gefunden, so daß das Licht unter normalen Lebensbedingungen vielleicht periodisch schwankend, aber nicht blitzartig ist.

Mit dem viel stärker entwickelten Leuchtvermögen der Organe der ersten Gruppe stimmt gut überein, daß sie im allgemeinen viel reicher mit Blutgefäßen versehen sind. BRAUER, der wohl den besten Überblick über die verschiedenen Leuchtorgantypen besitzt, hebt dies in seiner kurzen Zusammenfassung ausdrücklich hervor. Wie reich und zweckmäßig eingerichtet die Blutversorgung bei unsern so außergewöhnlich großen Organen ist, habe ich mich im morphologischen Teil nachzuweisen bemüht.

Auch die Nervenversorgung ist nach BRAUERS Angaben stets reichlich. Unsre Organe nehmen hier wieder eine bevorzugte Stellung ein, insofern als nicht wie sonst allseitig schwächere Zweige den Leuchtkörper versorgen, sondern ein einziger mächtiger, präparatorisch gut verfolgbarer Nerv diesem Zwecke dient. Bedingt wird dies durch die eigenartige Befestigung der Organe, die den Nerven nur an einer Stelle den Eintritt gestattet. Auffallend und wichtig scheint mir nun, daß trotz dieses starken Nerven die Funktion des Leuchtorgans derart unabhängig vom Centralnervensystem ist, daß es auch nach dem Herausschneiden aus dem Körper noch stundenlang fortzuleuchten vermag. Auch eine Abhängigkeit vom Willen des Tieres ist auf keine Weise zu konstatieren; wozu auch sonst der Abblendungsapparat, wenn eine direkte Unterdrückung des Leuchtens möglich wäre? Solche Befunde mahnen zur Vorsicht bei Schlüssen, die man aus der Stärke der zuführenden Nerven auf die Funktion des zugehörigen Organs ziehen will. Der hier vorhandene starke Nerv ist offenbar ein gewöhnlicher Drüsennerv, was auch mit seiner Zugehörigkeit zum Trigeminuskomplex gut stimmt. Er wird als solcher wohl in der Lage sein, reflectorisch die Secretion zu verstärken, vielleicht läßt sich das später einmal mit geeigneteren Hilfsmitteln auch durch eine Zunahme der Lichtintensität nachweisen. Einstweilen ist das bei meinen Experimenten nicht gelungen. Bei unsern geringen Kenntnissen über den eigentlichen Sitz des Leuchtens und die Bedingungen, unter denen es eintritt, läßt sich ja noch nicht einmal sagen, ob eine Vermehrung der Secretion schon eine Verstärkung des Leuchtens bedingen muß.

Über den Sitz des Leuchtens ist gerade in allerletzter Zeit lebhaft gestritten worden. Es bestehen drei Möglichkeiten: Entweder kann es extraglandulär, oder zweitens intraglandulär, aber extracellulär, oder endlich intracellulär entstehen. Diese letzte Möglichkeit hat man lange nicht zugeben wollen; gerade in den letzten Monaten wurde darüber bei den einzelligen Drüsen der Ophiuren eine lebhafte Diskussion geführt (STERZINGER, REICHENSPERGER, MANGOLD, TROJAN). Sie ist wohl durch die ausführlichen Untersuchungen von REICHENSPERGER endgültig zugunsten des intracellulären Leuchtens entschieden. Dabei ist die interessante Tatsache zu erwähnen, daß die einzelligen Drüsen mit einem feinen Kanal die Cuticula durchbohren. Es wird aber niemals leuchtendes Secret ausgestoßen, sondern nur vielleicht verbrauchtes Material entfernt. Meines Erachtens leuchten bei Fischen alle Organe der zweiten Gruppe intracellulär, da sie aus einzelnen Zellen ohne gemeinsamen Secretraum aufgebaut sind. Ich kann mich der Meinung MANGOLDS nicht anschließen, der hauptsächlich aus physiologischen Gründen ein intracelluläres Leuchten für unwahrscheinlich hält und in seinen Präparaten Drüsenlumina zu sehen glaubt.

Ganz anders bei der ersten Gruppe. Hier haben wir offene und geschlossene Organe nebeneinander. Daß der phylogenetische Entwicklungsgang so zu denken ist, daß aus offenen Drüsen durch Reduktion des Ausführungsganges geschlossene entstanden, habe ich im morphologischen Teil ausgeführt. Hierbei muß sich nun auch eine Umwandlung des Leuchtvorgangs vollzogen haben. Das erste Stadium war jedenfalls, daß das Leuchtsecret ins Wasser entleert wurde und erst dort aufleuchtete. Etwas derartiges ist bei Fischen nicht beobachtet, wir kennen aber ein Beispiel, das weitgehende Analogie bietet, von dem Cephalopoden *Sepiola*. Wir haben dort ein Organ, das aus Drüsenkörper mit Ausführgang, Reflector und Pigmentmantel besteht. Wie ich selbst in Neapel beobachten konnte, wird auf Reiz ein fädiges leuchtendes Secret entleert, das zunächst durch den Widerschein am Reflector das Organ zum Aufleuchten bringt, aber auch selbständig frei im Wasser weiter leuchtet. In ähnlicher Weise funktionieren vielleicht die Tentakelorgane der Ceratiiden, die im Bau eine große Verwandtschaft mit dem Organ von *Sepiola* zeigen, aber im Leben noch nicht beobachtet sind.

Die nächste physiologische Stufe muß nun die sein, bei der in einem offenen Organ das Leuchten innerhalb des Drüsenkörpers zustande kommt. Beobachtungen darüber fehlten bisher, sie werden nun durch die hier besprochenen Tatsachen geliefert, die damit eine theoretische Ableitung auf das klarste bestätigen. Wie und wo das Leuchten innerhalb des Organs entsteht, läßt sich allerdings nicht mit Bestimmtheit sagen. Es könnte einmal eintreten bei der Bildung des Secrets aus dem lebenden Plasma oder bei der Berührung des Secretes mit dem Seewasser, das durch die Poren ins Innere des Organs eindringt. Beobachten wird sich das bei dieser Art Organe wohl kaum lassen, wegen der Konstanz des Leuchtens, die das Erkennen einzelner aufblitzender Punkte wohl schwer machen wird. Die Bedeutung dieser Frage wird dadurch geringer, daß beim Übergang zu geschlossenen Organen an irgend einer Stelle einmal der Moment auftreten muß, wo die Berührung mit Seewasser fortfällt.

Geschlossene Organe der ersten Gruppe sind im Leben noch nicht näher beobachtet worden, nach der weitgehenden Übereinstimmung, die sie aber im Bau mit unsern Organen zeigen, vor allem auch durch die gleiche Abblendungsvorrichtung, ist es wohl sehr wahrscheinlich, daß sie dasselbe konstante Licht zeigen werden.

Will man im ganzen Kreise der bekannten leuchtenden Organismen nach Vergleichsobjekten suchen, so ist wieder ausschlaggebend, daß in unserm Falle das Leuchten konstant ist. Etwas derartiges war bisher aus dem Tierreich überhaupt noch nicht bekannt. Alle sonst bekannten Formen leuchten entweder nur auf Reize (z. B. die das Meerleuchten verursachenden Organismen) oder blitzen spontan auf (z. B. Arthropoden). Bei den rhythmisch aufleuchtenden Lampyriden bleibt allerdings ein schwaches Licht auch in den Zwischenpausen konstant, durch experimentelle Eingriffe läßt sich bei ihnen ein relativ lange dauerndes allmählich verlöschendes, gleichmäßiges Leuchten erzielen. Ein wirklich konstantes Leuchten findet sich dagegen durchweg im Pflanzenreiche, bei Pilzen und Bakterien.

Auch von diesem allgemeinen Gesichtspunkt aus verdienen also unsre Leuchtorgane die höchste Beachtung, besonders wenn man dabei berücksichtigt, daß sie vielleicht die größten und am intensivsten leuchtenden aller bisher bekannten Organe sind und dabei Fischen angehören, die in den oberflächlichsten Wasserschichten leben. Es wäre höchst interessant, wenn es gelänge, eine der Tiefseeformen, bei denen aus dem ähnlichen Bau auch auf ähnliche Funktion der Organe zu schließen ist, zu beobachten. Auch unter den Cephalopoden der Tiefsee, die an Mannigfaltigkeit der Organe den Fischen mindestens nicht nachstehen, wird vielleicht einmal ein ähnlicher Typus gefunden werden.

Zusammenfassung.

Nach ihrem morphologischen Charakter lassen sich die bei Fischen bekannten Leuchtorgane in zwei Reihen ordnen.

Die erste besteht aus acinösen Drüsen, sie beginnt mit offenen Formen, die bei weiterer Spezialisierung ihren Ausführungsgang verlieren können und zu kugeligen Säcken umgestaltet werden, die kein Lumen, ja nicht einmal mehr die Zusammensetzung aus Drüsenschläuchen erkennen lassen.

Diese Reihe von Organen liegt fast stets am Kopfe oder auf Körperanhängen, so daß ihr Licht das Gesichtsfeld des Tieres beleuchtet.

Diese Organe sind reicher mit Blut und Nerven versorgt und größer als die der zweiten Reihe.

Die zweite Gruppe enthält als wichtigsten Bestandteil ebenfalls Drüsenzellen, die aber nicht zu einer typischen Drüse zusammengeordnet sind. Sie bilden einen Haufen von Einzelzellen, die kein Lumen zwischen sich enthalten. (Mit Ausnahme der Gonostomiden.)

Sie leiten sich ab von differenzierten Epidermiszellen, die sich zusammenschlossen und in die Cutis verlagert wurden.

Ob der Ausgangspunkt dieser Entwicklung Drüsenzellen waren, oder ob die Organe von Sinnesknospen herzuleiten sind, bleibt noch ungewiß.

Die zweite Gruppe enthält kleinere, dafür aber viel zahlreichere Organe, die mit Blut und besonders mit Nerven spärlicher versorgt werden.

Dafür enthalten sie Linsenzellen, ev. auch Gallertgewebe, Differenzierungen, die bei der ersten Gruppe nie auftreten. Die Linsenzellen finden sich schon bei ganz primitiven Organen.

Schon die einfachen epidermoidalen Organe zeigen die charakteristische, verschiedene Orientierung zur Körperoberfläche je nach der Lage am Rumpf, wie sie bei den höchst entwickelten Vertretern ausgebildet ist.

Funktionell unterscheiden sich beide Gruppen ebenfalls deutlich.

Bei der ersten Gruppe entsteht das Leuchten extracellulär, nur bei den am stärksten modifizierten Organen vielleicht im Innern der Zellen. Es ist, so weit bisher darüber Beobachtungen vorliegen, konstant und sehr intensiv. Reize irgendwelcher Art haben keinen Einfluß darauf. Durch Abblendung kann es wirkungslos gemacht werden.

Die Organe der zweiten Gruppe leuchten nach mehrfachen Beobachtungen spontan gar nicht. Gegen Reize verhalten sie sich sehr träge. Wenn sie aufleuchten, so geschieht dies mit allmählich zunehmender und nach einem Maximum langsam abnehmender Intensität, zwischendurch treten Schwankungen auf.

Die Organe von *Anomalops* und *Photoblepharon* gehören der ersten Gruppe an und stehen in dieser den suborbitalen Organen der Stomiatiden am nächsten. Sie unterscheiden sich aber in verschiedenen Punkten, vor allem darin, daß sie Komplexe darstellen, die aus einer Anzahl offener Drüsen zusammengesetzt sind.

Sie sind relativ und vielleicht absolut die größten bei Fischen vorkommenden Leuchtorgane, was um so auffallender ist, da ihre Träger nicht der Tiefsee angehören.

Physiologisch sind sie besonders deshalb wichtig, weil sie die einzigen Vertreter der ersten Gruppe sind, die überhaupt ausführlicher beobachtet wurden. Das Leuchten kommt extracellulär, aber intraglandulär zustande und ist konstant. Seine Intensität beträgt näherungsweise 0,0024 M.K.

Ein Leuchten gleichen Charakters ist in der ganzen Tierreihe bisher noch nicht bekannt.

Nachtrag.

Vor der Drucklegung dieser Arbeit werden mir durch die Liebenswürdigkeit von Geheimrat Chun die Korrekturbogen der ausführlichen Arbeit von Brauer über die Leuchtorgane der von der Deutschen Tiefseeexpedition erbeuteten Fische zugänglich gemacht. Da in dieser Untersuchung, zweifellos der umfassendsten und gründlichsten, die wir bisher besitzen, alle Fragen der Morphologie, Physiologie und Biologie eingehend besprochen werden, so möchte ich die Punkte, die sich mit meinen Untersuchungen berühren, gleich diskutieren.

Was zunächst die Morphologie anlangt, so sieht Brauer alle Leuchtorgane (abgesehen von den rein epithelialen) als modifizierte typische Drüsen an, die zum Teil sekundär ihren Ausführungsgang verloren haben. Obwohl er selbst schärfer als irgend ein andrer vor ihm die Unterschiede seiner vierten Gruppe von den drei übrigen hervorhebt, hält er doch den Entwicklungsgang bei allen für prinzipiell gleich. Hauptsächlich stützt er sich darauf, daß auch in dieser Gruppe Organe mit Ausführgängen vorkommen, bei den Gonostomiden, teilweise geöffnet, teilweise blind geschlossen, worin er verschiedene Stufen der Rückbildung sieht. Außerdem verweist er auf das Vorkommen eines centralen, mit Bindegewebe erfüllten Raumes bei vielen Formen (Stomiatiden), den er als Rest des ehemaligen Secretraumes betrachtet. Ich kann mich trotzdem nicht entschließen, meine oben dargelegte Anschauung aufzugeben, aus folgenden Gründen.

1) Es läßt sich sehr gut eine Reihe aufstellen von den offenen Organen der Pediculaten über die sozusagen halboffenen der Anomalopiden zu den geschlossenen Postorbitalorganen der Stomiatiden. Bei den ersten wird das Secret in einen großen, centralen Sack und von dort wahrscheinlich ins Wasser entleert, bei den zweiten in Ausführgänge und Sammelbecken, aber sicher nicht mehr ins Wasser, wenigstens nicht in leuchtendem Zustande. Bei der dritten Gruppe sind die Drüsen geschlossen; es war mir nun aber sehr interessant, eine

Bemerkung BRAUERS zu finden, wonach er »in einzelnen Fällen, besonders in den größeren postorbitalen Organen der Stomiatiden[1], zwischen den Zellsträngen Secretmassen außerhalb der Zellen« hat liegen sehen (S. 136). Allerdings hält BRAUER diese Befunde für Kunstprodukte, daß nämlich »durch Druck oder sonstige künstliche Einflüsse beim Fangen und Konservieren Zellen zum Platzen gebracht sind«. Im nächsten Satz betont er aber »in den flaschen- und becherförmigen Organen habe ich nichts dergleichen gesehen«. Meiner Meinung nach beruht dies nicht auf Zufälligkeiten der Erhaltung, sondern auf einem durchgreifenden Unterschied der Entwicklung beider Organtypen. Ferner scheint es mir nach der BRAUERschen Auffassung schwer erklärlich, daß die epithelialen Organe der Stomiatiden, sowie die Organe von *Spinax niger* (nach JOHANN) und *Porichthys* (nach GREENE) Leuchtzellen haben, die ihr Secret offenbar nicht ausstoßen; wenigstens für *Porichthys* kann nach den Lagebeziehungen daran wohl kein Zweifel sein. Diese relativ einfach gebauten Organe stellt auch BRAUER an den Anfang seiner Reihe, müßte also annehmen, daß sie bei der Bildung einer typischen Drüse zunächst zu Secretion nach außen übergingen und später sekundär diese Funktion wieder einbüßten. Ein so schwer verständlicher Umweg wird unnötig, wenn man sich zu meiner Auffassung entschließt, für die, wie oben ausgeführt, noch besonders die seltsame Übereinstimmung spricht, die diese Organe in Lage und Lichtrichtung mit den seitlichen und ventralen Organen höherer Komplikation zeigen.

2) Auch histologisch zeigen meiner Meinung nach die Leuchtzellen der ersten Reihe fundamentale Differenzen von denen der zweiten. Die Scheidung der Zellen in zwei Abschnitte, den basalen kernhaltigen, chromophilen und den distalen secretführenden, hellen findet sich in typischer Form nur bei den Organen der vierten Gruppe, wie aus BRAUERS Tafeln hervorgeht. Diese Zellen lösen sich nicht ab und gehen nicht zugrunde (auch bei den Gonostomiden nicht) wie BRAUER mehrfach hervorhebt. Demgegenüber finden wir in der ersten Reihe, zum mindesten bei den Organen mit Ausführgang, Untergang der Zellen bei der Secretion.

3) Die angeblichen Übergangsformen in der vierten Gruppe BRAUERS, die einen mehr oder weniger ausgebildeten Ausführungsgang haben, die Gonostomiden, zeigen sehr seltsame Verhältnisse. Ihre Organe sind nämlich vollkommen vom Reflector umhüllt, so daß das in ihnen

---

[1] Von mir gesperrt.

produzierte Licht nicht nach außen gelangen kann. Ihre Funktion ist also völlig unverständlich, auch Brauer vermag keine Erklärung zu geben. Jedenfalls stellen sie keine ursprünglichen, sondern eigenartig abgeleitete Formen dar. Könnte da nicht auch der Ausführgang eine andre Bedeutung haben und erst sekundär erworben sein? Ausführgang und Centralsinus enthalten bei den Gonostomiden häufig Secret, das aber nach Brauer ganz anders aussieht als das der übrigen Formen und auch anders als das in den anliegenden Drüsenzellen. Es ist nicht körnig, sondern homogen und färbt sich gelblich, entsteht auch nicht durch Zerfall von Drüsenzellen. Vielleicht wird in diesem Zusammenhang auch die Tatsache von Bedeutung, daß bei den Gonostomiden die Organe mit völlig ausgebildetem Ausführungsgang auch die höchste Differenzierung des Leuchtgewebes zeigen, also ein gerade umgekehrtes Verhalten zu den andern Formen, bei denen die höchste Komplikation erst nach Verlust des Ausführganges erreicht wird.

Sehr merkwürdig sind die Verhältnisse bei den Sternoptychiden. Hier tritt ein solider Strang als Anlage eines Ausführganges erst in späteren Entwicklungsstadien auf, nachdem der Drüsenkörper schon längst als solide Masse dem Corium eingelagert ist, und bildet sich dann bald wieder zurück, ohne in Funktion zu treten (vgl. Brauer, S. 44, *Argyropelecus*, S. 47 *Valenciennellus*).

In engem Zusammenhange mit der Ableitung der Leuchtorgangruppen steht ein zweiter Punkt, in dem meine Anschauungen von denen Brauers etwas abweichen, die Bildung der Linsenzellen. Mir war ihr Auftreten allein in der vierten Gruppe ein Hinweis darauf, in ihnen Bildungen sui generis zu sehen. Brauer meint, sie könnten modifizierte Leuchtzellen darstellen, deswegen, weil sich bei vielen Formen die beiden Typen räumlich ineinanderschieben und manchmal (*Triplophos*) auch morphologisch Übergänge zu finden sind. Selbstverständlich denke ich nicht daran, durch theoretische Deduktionen die Feststellungen eines so erfahrenen und gewissenhaften Beobachters wie Brauer entkräften zu wollen. Die Angabe von Johann und Greene, auf die ich meine Ansicht stütze, besagt, daß beide Zellarten von einem gemeinsamen Keimepithel nach entgegengesetzten Seiten differenziert werden. Geschieht dies nun sehr lebhaft, so daß das ganze Keimepithel aufgebraucht wird, so müssen beide Zellgruppen in unmittelbare Nachbarschaft geraten, eventuell bleibt ein schmaler Streifen von indifferenten Ersatzzellen zwischen ihnen liegen, der vielleicht als Übergangsformen gedeutet werden könnte. Brauer selbst spricht keine bestimmte Ansicht aus, da ihm bei andern Organen ein Übergang völlig ausgeschlossen erscheint. Gegen die Verallgemeinerung meiner Auffassung spricht jedenfalls, daß die Linsenzellen von *Porichthys* einen ganz andern Bau haben, als die der höher differenzierten Formen. Der Unterschied unsrer Auffassungen ist ziemlich geringfügig, da ich ebenso wie Brauer die Linsenzellen für modifizierte Drüsenzellen halte, nur nicht glauben möchte, daß sie durch Funktionswechsel aus fertigen Leuchtzellen entstanden sind. Die Frage scheint mir außerdem weniger wichtig, da die Beschaffenheit der Linsenzellen für den Typus des ganzen Organs von untergeordneter Bedeutung ist. Ferner darf man nie aus den Augen verlieren, daß für phylogenetische Spekulationen der Vergleich der Organe bei verschiedenen Formen nur mit äußerster Vorsicht verwendet werden darf. Es handelt sich ja bei den Leuchtfischen um Vertreter ganz verschiedener Gruppen des Systems, so daß von einer direkten Ableitung höchstens bei Tieren derselben Familie gesprochen werden darf. Im ganzen bietet die oft auffallend gleichartige Ausbildung der Organe in den verschiedenen Gruppen ein sehr merkwürdiges Beispiel für Convergenz. Diese Tatsache, zusammen mit der Erscheinung, daß derartig hoch differenzierte Organe oft isoliert bei einzelnen Angehörigen einer Familie auftreten, werden die Leuchtorgane der Fische vielleicht einmal zu einem wichtigen Objekt descendenztheoretischer Erörterungen machen. Einstweilen wissen wir über ihre Herkunft dazu viel zu wenig.

Mit Interesse habe ich Brauers Beschreibung des Reflectors bei den verschiedenen Typen verfolgt. Seine Schilderung stimmt aber niemals mit der von mir gegebenen überein. Einmal erwähnt er nie die Anwesenheit von Guanin in den Reflectorzellen, spricht nur an einzelnen Stellen von »nadelartigen Körpern« (*Myctophum*). Die Art, wie er das Verhalten des Reflectors bei durch- und auffallendem Licht beschreibt, zeigt aber, daß sie bei verschiedenen Formen auch vorhanden sein müssen. Über die Form der Zellen hat er eine ganz andre Vorstellung, faßt den Reflector meist als ein Flechtwerk von langgestreckten, verschieden gerichteten Fasern auf. Seine Tafeln zeigen einige Figuren, die große Ähnlichkeit mit meinen Bildern haben. Am stärksten ist sie mir aufgefallen bei den Darstellungen der Myctophiden. Vor allem Fig. 7 seiner Taf. XXXI gleicht den von mir gegebenen Darstellungen ganz frappant. Seine Beschreibung paßt ganz gut auch auf meine Bilder, da er nur Längs- und Querschnitte durch den Reflector schildert, niemals aber Flächenschnitte. Ob sich dann auch das Bild breiter flacher Zellen ergeben hätte, ist natürlich nicht zu sagen.

Jedenfalls meint auch BRAUER, daß ihm »die Anordnung der Teile dieses Reflectors nicht ganz klar geworden« sei.

In der Diskussion über die biologische Bedeutung der Leuchtorgane führt BRAUER seine schon 1904 dargelegte Theorie noch weiter aus, wonach das Licht der Organe als Zeichnung wirken und zur Erkennung der Arten bzw. Geschlechter dienen soll. Er begründet dies noch speziell durch das Verhalten der Leuchtorgane bei den Myctophiden, wo sich bei jeder Art geringfügige, aber charakteristische Abweichungen in der Anordnung ergeben. Gerade hierbei will mir ein Einwand nicht aus dem Kopfe: sind denn die Fische und speziell Tiefseefische überhaupt in der Lage, so feine Unterschiede zu erkennen? Alle Anpassungen an das Dunkelleben laufen doch darauf hinaus, die Bildschärfe zugunsten der Lichtintensität herabzusetzen. Vielleicht spricht sich BRAUER bei der Bearbeitung der Augen, die mir bisher noch nicht vorgelegen hat, auch über diesen Punkt aus.

Leipzig, im Februar 1909.

Literaturverzeichnis.

BONGARDT, Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. Diese Zeitschr. Bd. LXXV. 1903.

BRANDES, Die Leuchtorgane der Tiefseefische Argyropelecus und Chauliodus. Zeitschr. f. Naturw. Bd. LXXI. 1899.

BRAUER, Über die Leuchtorgane der Knochenfische. Verh. Deutsch. Zool. Gesellschaft 1904.

— Die Gattung Myctophum. Zool. Anz. Bd. XXVIII. 1904.

— Die Tiefseefische. I. Systematischer Teil. Wiss. Ergebn. d. Deutsch. Tiefseeexped. Bd. XV. 1906.

BURKHARDT, On the Luminous Organs of Selachian Fishes. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. VII. Vol. VI. 1900.

CHIARINI u. GATTI, Ricerche sugli organi biofotogenetici dei Pesci. Parte 1. Organi di tipo ghiandolare. Atti Accad. Lincei. 5. Vol. VIII. 1899.

CHIARINI, Ricerche sulla struttura degli organi phosphorescenti dei pesci. Ric. Fisiol. L. Luciani. Milano 1900.

CHUN, Atlantis. Zoologica. Bd. VII. 1896.

— Die Leuchtorgane der Tiefseetintenfische. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1903.

DITTRICH, Über das Leuchten der Tiere. Wissensch. Beilag. Realgymn. am Zwinger. Breslau 1888.

GATTI, Ricerche sugli organi biofotogenetici dei Pesci. Parte 2. Organi di tipo elettrico. Parte 3. Sviluppo degli organi dei due tipi. Atti Accad. Lincei. Rendic. 5. Vol. VIII. 1899.

Gatti, Ricerche sugli organi luminosi dei Pesci. Ann. di Agricolt. 1902.

Gierse, Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von Cyclothone acclinidens. Morph. Jahrb. Bd. XXXII. 1904.

Giesbrecht, Über das Leuchten der pelagischen Copepoden und das tierische Leuchten im allgemeinen. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XI. 1895.

Greene, Phosphorescent organs in the Toadfish Porichthys notatus Girard. Journ. Morphol. Boston. Vol. XV. 1899.

Grynfeltt, Les bourrelets valvulaires des artères du segment antérieur de l'œil chez quelques amphibiens. Compt. rend. assoc. d'anatom. Lille 1907.

Günther, Handbuch der Ichthyologie. Wien 1886.

Handrick, Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane von Argyropelecus hemigymnus. Zoologica. Bd. XIII. Heft 32. 1901.

Johann, Über eigentümliche epitheliale Gebilde (Leuchtorgane) bei Spinax niger. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.

Laguesse, Bourrelets valvulaires artériels chez les poissons. Compt. rend. soc. de Biolog. Paris. 1892.

— Les »Stäbchendrüsenzellen« (M. Plehn) sont des Sporozoaires parasites. Anat. Anz. Bd. XXVIII. 1906.

v. Lendenfeld, Report on the structure of the phosphorescent organs of fishes. Challenger Rep. Append. B. 1887.

— The radiating organs of the deep sea fishes. Mem. Mus. Harvard Coll. 1905.

Leydig, Die augenähnlichen Organe der Fische. Bonn 1881.

Mangold, Über das Leuchten der Tiefseefische. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. CXIX. 1907.

— Über das Leuchten und Klettern der Schlangensterne. Biolog. Centralbl. Bd. XXVIII. 1908.

Maurer, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.

Meyer, Über das Leuchtorgan der Sepiolini. Zool. Anz. Bd. XXX. 1906.

Molisch, Leuchtende Pflanzen. Jena 1904.

Owsiannikow, Über das Leuchten der Larven der Lampyris noctiluca. Bull. acad. imp. scienc. St. Pétersbourg. 1863.

Pütter, Über leuchtende Organismen. Sammelreferat. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. V. 1906.

Reichensperger, Über das Leuchten der Schlangensterne. Biolog. Centralbl. Bd. XXVIII. 1908.

— Die Drüsengebilde der Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. XCI. 1908.

Schaffer, Über das vesiculöse Stützgewebe. Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903.

Solger, Zur Kenntnis der Verbreitung von Leuchtorganen bei Fischen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX.

Steche, Beobachtungen über das Leuchten tropischer Lampyriden. Zool. Anz. Bd. XXXII. 1908.

— Über leuchtende Oberflächenfische aus dem malaiischen Archipel. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1907.

Sterzinger, Über das Leuchtvermögen von Amphiura squamata. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXVIII. 1907.

Trojan, Über das Leuchten der Schlangensterne. Biolog. Centr. Bd. XXVIII. 1908.

USSOW, Über den Bau der sogenannten augenähnlichen Flecke einiger Knochenfische. Bull. soc. imp. d. natur. Moscou. 1879.

VIALLETON, Études sur le cœur des Lamproies. Arch. anat. microsc. Bd. VI. 1903.

VOLZ, Zur Kenntnis des Auges von Periophthalmus und Boleophthalmus. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. XXII. 1905.

VORDERMAN, Twee lichtgevende Visschen van Banda. Natuurk. Tijdschr. v. Nederl. Indie. Bd. LIX. 1900.

v. WIELOWIEJSKI, Studien über die Lampyriden. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII.

WEBER, Siboga-Expeditie. Introduction et description de l'expédition. Leyden 1902. S. 108—110.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIX—XXI.

Fig. 1. *Anomalops katoptron.*

Fig. 2. *Photoblepharon palpebratus.*

Beide in natürlicher Größe. Die Form der Flossen ist nicht exakt, da sie bei allen Exemplaren beschädigt waren.

Fig. 3. Querschnitt.

Fig. 4. Längsschnitt des Leuchtorgans von *Anomalops.*

Fig. 5. Querschnitt.

Fig. 6. Längsschnitt des Organs von *Photoblepharon.*

Fig. 3—6. *A*, Arterie; *Dr*, Drüsenkörper; *E*, Ausmündung der Drüsenschläuche; *K*, Knorpel; *N*, Nerv; *P*, Pigment; *QV*, Quervene; *V*, Vene.

Fig. 7. *Anomalops*: distaler Teil einiger Drüsenschläuche mit Sammelbecken und Ausführgang. LEITZ 4. Obj. 3.

Fig. 8. *Anomalops*: Ausführgang einer Drüse. LEITZ 1. Obj. 6.

Fig. 9. *Photoblepharon*: Schnitt durch den basalen Teil der Leuchtdrüse parallel zur Oberfläche. LEITZ 1. Homog. Imm. 1/12.

Fig. 10. *Photoblepharon*: Schnitt durch den mittleren Teil des Drüsenkörpers. parallel zur Oberfläche. 1. 1/12.

Fig. 11. *Anomalops*: Schnitt durch den mittleren Teil des Drüsenkörpers, parallel zur Oberfläche. 3. 1/12.

Fig. 9—11. *B*, Bindegewebe; *C*, Capillaren; *Dr*, Drüsenschläuche.

Fig. 12. *Anomalops*: Drüsengrund und Teil des Reflectors. Querschnitt. Alkoholpräparat. Guanin erhalten. L. 4. 1/12.

Fig. 13. Desgl. Längsschnitt. Formolpräparat. Guanin aufgelöst. 4. 1/12.

Fig. 14. *Photoblepharon*: Drüsengrund und Teil des Reflectors. Längsschnitt. Guanin erhalten. 4. 1/12.

Fig. 15. Desgl. Querschnitt. Guanin aufgelöst. 4. 1/12.

Fig. 16. *Photoblepharon*: Äußerer Teil des Reflectors mit isolierten Zellen (?). 4. 1/12.

Fig. 17. *Photoblepharon*: Reflector. Schnitt parallel zur Oberfläche der Leuchtdrüse. Guanin aufgelöst. Die etwas über oder unter der Hauptebene liegenden Kerne und Fasern in hellerem Tone eingezeichnet. 4. 1/12.

Fig. 18. *Anomalops*: Schnitt durch die dem ventralen Drittel des Leuchtkörpers vorgelagerte Schicht mit eingelagerten stäbchenförmigen Gebilden. 4. 1/12.

Fig. 19. *Anomalops*: Teil eines Querschnittes durch den Leuchtkörper. Pigment im Epithel und Bindegewebe. 4. 1/12.

Fig. 20. *Anomalops*: Hautfalte am Boden der Leuchtgrube mit Schleimzellen im Epithel. 1. 6.

Fig. 21. Arterienklappe von *Anomalops*, am Abgange einer Seitenarterie aus dem Hauptstamm. Längsschnitt. 1. 1/12.

Fig. 22. *Photoblepharon*: Arterienklappe beim Abgange einer den Reflector durchsetzenden Arterie aus einem Querast. 1. 1/12.

Fig. 21 u. 22. *E*, Membrana elastica interna; *E'*, Trennungsgewebe zwischen Media und Gewebe der Klappe; *I*, Tunica intima; *Kl*, Zellen der Arterienklappe; *L*, Lumen des Hauptgefäßes; *L'*, Lumen des Seitenastes; *M*, Tunica media.

Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung Myrmecophila Latr.

Von

Fritz Schimmer
aus Dresden.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit Tafel XXII—XXIV und 26 Figuren im Text.

Inhalt.

Seite
Einleitung 410
A. Zur Biologie der Ameisengrillen, insbesondere von *Myrmecophila acervorum* Panz. 414
  I. Geographische Verbreitung, Wirtsameisen und Ökologie 414
    1. Die geographische Verbreitung von *M. acervorum* 414
    2. Die Wirtsameisen von *M. acervorum* 417
    3. Geographische Verbreitung und Wirtsameisen der übrigen Arten. 423
    4. Ökographische Notizen. Die Grillen beim Nestwechsel ihrer Wirte 430
  II. Über das Verhalten von *M. acervorum* zu *Myrmica laevinodis* . . . 435
  III. Die Ernährung 445
  IV. Die internationalen Beziehungen von *M. acervorum* 449
    1. Gruppe I: Das Verhalten der Grille zu ihren gewöhnlichen oder gelegentlichen Wirten 451
    2. Gruppe II: Das Verhalten der Grille zu fremden Ameisen . . . 456
    3. Zusammenfassung: Über die psychischen Grundlagen des Gastverhältnisses 461
  V. Fortpflanzung und Entwicklung 465
B. Zur Morphologie und Anatomie der Ameisengrillen 478
  I. Der Kopf 478
    1. Die Antennen 478
    2. Die Mundteile 479
    3. Hypopharynx und Epipharynx 480
  II. Das Chitinskelett 486
    1. Die Segmentierung des Abdomens und die Cerci 486
    2. Die Legescheide 488
  III. Das Darmsystem 490
    1. Allgemeines über den Bau des Verdauungstractus 490
    2. Der Oesophagus 492
    3. Der Kropf (ingluvies) 492

Seite
4. Der Proventrikel 493
5. Der Mitteldarm 496
6. Das Darmsystem im Zusammenhang mit der Ernährungsweise der Grillen 503
IV. Der weibliche Geschlechtsapparat 505
1. Allgemeiner Bau des weiblichen Geschlechtsapparates 505
2. Die Ovarialröhren 506
3. Ovidukte und Vagina 508
4. Das Receptaculum seminis 508
V. Das Auge 511
C. Systematischer Anhang 517
Zusammenfassung der Hauptergebnisse 526
Literatur 528
Erklärung der Abbildungen 531

Einleitung.

Das Studium der Ameisen- und Termitengäste unter der Ägide Wasmanns hat der Zoologie eine unerwartete Fülle von Problemen gestellt. Entsprechend der Jugend dieser Wissenschaft steht jedoch der extensiven Forschung die intensive nicht an allen Punkten gleichwertig gegenüber. Es galt zunächst das reiche Material zu sichten und einen Überblick zu schaffen, ehe die Arbeit im einzelnen beginnen konnte. Eingehender biologischer sowie anatomischer Untersuchung sind in erster Linie Vertreter aus der Gruppe der Symphilen gewürdigt worden, deren in die Augen fallende Anpassungscharaktere hierzu besonders reizten. Das Heer der Synöken besitzt jedoch Vertreter, die hinsichtlich ihrer Lebensweise und ihrer Anpassungserscheinungen kaum weniger des Interessanten bieten als ihre von der Forschung bevorzugten Genossen.

Vor zwei Jahren machte mich Herr Prof. Zur Strassen auf unsre einheimische *Myrmecophila acervorum* Panz. aufmerksam, der in der weiteren Umgebung von Leipzig auf akademischen entomologischen Exkursionen gelegentlich begegnet worden war. Schon nach der ersten Orientierung zeigte sich, daß dieses Insekt in mehr als einer Beziehung Fragen von speziellem und allgemeinem Interesse aufgab.

Ich benutze daher mit Freuden die Gelegenheit, meinen verehrten Lehrern, Herrn Geheimrat Chun, sowie Herrn Prof. Zur Strassen dafür zu danken, daß sie meine Aufmerksamkeit auf ein so interessantes Objekt lenkten, ebenso für die vielfache Anregung und Unterstüzung während meiner Untersuchungen; auch den Herren Dr. STECHE und Prof. WOLTERECK danke ich für das Interesse, das sie meinen Arbeiten entgegenbrachten. Wenn in dieser Arbeit der Versuch einer — anfangs nicht geplanten — monographischen Darstellung gemacht wurde, so verdanke ich die Initiative hierzu dem liebenswürdigen Entgegenkommen Prof. WASMANNS S. J. in Luxemburg, der mir bereitwilligst sein Alkoholmaterial ausländischer Grillen zur Verfügung stellte. Ebenso fühle ich mich Herrn H. VIEHMEYER in Dresden zu herzlichem Danke verpflichtet, der mich in zuvorkommendster Weise mit lebendem Material unterstützte und mir zu meinen biologischen Versuchen mannigfache Anregung zuteil werden ließ. Des weiteren bin ich Dank schuldig:

Herrn Schulinspektor CARL HARTMAN in Austin (Tex. U.S.A.) und den mir befreundeten Entomologen Herren MAX LINKE in Leipzig und FELIX TORNIER in Friedrichsort b. Kiel, sowie Herrn cand. rer. nat. KRÜGER in Leipzig für gütige Beschaffung konservierten Materials; Herrn Dr. WILL. MORTON WHEELER, Prof. der Zoologie an der Harvard-Universität in Cambridge, Herrn Prof. C. EMERY, Direktor des Zoologischen Instituts in Bologna, Herrn Prof. A. FOREL in Yvorne (Waadt, Schweiz), sowie Herrn Prof. FIL. SILVESTRI, Direktor der höheren Agrikulturschule in Portici für freundlichst erteilte Auskunft. Endlich möchte ich nicht versäumen, auch der Direktion des Kgl. Zool. Museums in Berlin, insbesondere den Herren Dr. KUHLGATZ und Dr. LA BAUME, für ihr freundliches Entgegenkommen bei der Besichtigung ihres *Myrmecophila*-Materials zu danken.

Myrmecophila, die »Ameisengrille«, darf sich rühmen, der am längsten bekannte Ameisengast zu sein. Im 68. Heft seiner »Fauna Insectorum Germaniae« beschreibt PANZER im Jahre 1799 »*Blatta acervorum*«, den »Ameisen-Kakerlak« und gibt von ihm eine hübsche farbige Abbildung. 20 Jahre[1] später erschien die ausgezeichnete Arbeit des Italieners PAOLO SAVI (1819): »Osservazioni sopra la *Blatta acervorum* di PANZER, *Gryllus myrmecophilus nobis*«, in der die ersten Mitteilungen über die Lebensweise der Ameisengrillen und die Gesetzmäßigkeit ihres Gastverhältnisses mit den Ameisen gemacht werden. SAVIS Beobachtungen sind als Grundlage für alle weiteren Studien über *Myrmecophila* anzusehen. Mit Recht zählt sie Wasmann (1901) neben Hubers trefflichen »Recherches sur les mœurs des fourmis indigènes« und Müllers »Beiträgen zur Naturgeschichte der Gattung *Claviger*« zu den »klassischen Arbeiten über die Biologie der Ameisen und ihrer Gäste«. In biologischer Beziehung wurde im vorigen Jahrhundert zu den Ergebnissen Savis kaum etwas Wesentliches hinzugefügt. Diejenigen Orthopterenwerke, die sich mit *Myrmecophila* beschäftigten, beschränkten sich meist auf Beschreibung und Fundortsangaben und eine Wiederholung der Savischen Beobachtungen. Von kleineren Spezialarbeiten ist nur die Märkels (1841, 1844) und die Elditts (1862) zu erwähnen, welche die ersten Angaben über das Vorkommen und die Wirtsameisen der Grillen in Deutschland enthalten.

---

[1] FISCHER DE FREIB. (1853) (ebenso die nach ihm zitierenden SAUSSURE und BRUNNER V. WATTENWYL) gibt als Jahr des Erscheinens der SAVIschen Arbeit 1831 an, was — wie mir Herr Prof. WASMANN mitteilt — jedenfalls auf einem Irrtum beruht.

1853 wurde durch Fischer de Freib. die zweite europäische Form *Myrmecophila ochracea* bekannt, und 1877 beschrieb Saussure die ersten beiden außereuropäischen Arten *M. americana* Sauss. und *M. dubia* Sauss. 1884 wurden von Bruner die ersten nordamerikanischen Grillen, *M. pergandei* Brun. und *M. oregonensis* Brun. festgestellt, zu denen Scudder (1899) drei weitere, *M. formicarum* Scudd., *M. nebrascensis* Brun. und *M. nehawkae* Brun. hinzufügte. 1890 vermehrte Wasmann die beiden bis dahin bekannten Formen der alten Welt um eine dritte, von Forel in Tunis entdeckte, *M. salomonis* Wasm. In seinem »Kritischen Verzeichnis« (1894) übersah Wasmann die südamerikanische *M. americana* und die ostindische *M. dubia* Saussures leider, so daß sie bis heute als Myrmekophilen in Vergessenheit gerieten. Statt dessen fügte Wasmann (l. c.) zwei neue, bis jetzt noch nicht genauer beschriebene, indische Formen hinzu, zu denen sich (1905) eine weitere indische, von Assmuth entdeckte Art, *M. prenolepidis* Wasm., nebst zwei noch unbeschriebenen und unbenannten Formen hinzugesellten. — Damit ist die Zahl der bis jetzt aus der Literatur bekannten Formen erschöpft.

An rein biologischen Arbeiten folgte auf die klassische Studie Savis im Jahre 1900 eine Untersuchung Wheelers über die Lebensweise von *M. nebrascensis,* in der zum ersten Male die Frage nach dem Grund des symbiotischen Verhältnisses der Grille zu den Ameisen beantwortet, sowie Notizen über ihre Ökologie, ihre Fortpflanzungsweise usw. gegeben wurden. Ein Jahr später (1901) veröffentlichte dann Wasmann seine bereits 10 Jahre vorher angestellten Beobachtungen über die Lebensweise von *M. acervorum.* In dieser verdienstvollen Arbeit wurde zum erstenmal das Interesse hervorgehoben, das dieses in den Sammlungen so seltene Insekt verdiene, indem zunächst die Ergebnisse SAVIS und WHEELERS in zusammenfassender Weise dargestellt, sowie eine Reihe eigner Beobachtungen — über die Lecktätigkeit der Grille, ihre Beziehungen zu ihren Wirten und zu fremden Ameisen usw. — mitgeteilt wurden. Ferner eröffnete WASMANN über die Ernährung und die biologischen Grundlagen des Gastverhältnisses neue Gesichtspunkte.

VIEHMEYER (1903, 1905) machte interessante Beobachtungen über myrmekokleptische Neigungen von *M. acervorum*, die zugleich eine Bestätigung einer Arbeit SILVESTRIS (1903) bildeten, in der außerdem die ersten genaueren Mitteilungen über die Beziehungen von *M. ochracea* zu ihren Wirten gemacht wurden. Über *M. prenolepidis* teilte WASMANN (1905) — ihm brieflich übermittelte — Beobachtungen ASSMUTHS, besonders über den — bereits von SAVI an *M. acervorum* beobachteten — Nestwechsel dieser Grille mit und versuchte durch eine Hypothese das Rätsel der geographischen Verbreitung dieser Art zu erklären.

Arbeiten über die Anatomie der Ameisengrillen lagen — außer den rein morphologischen Untersuchungen FISCHERS (1853) und SAUSSURES (1877) — nicht vor.

Die vorliegenden Untersuchungen, die im Zoologischen Institut zu Leipzig angestellt wurden, galten in biologischer Beziehung vorwiegend *M. acervorum*, da nur von dieser Art lebendes Material erlangt werden konnte. Die Beobachtungen des lebenden Tieres wurden mit dem üblichen Hilfsmittel des künstlichen Nestes im Zimmer bewerkstelligt. Die besten Erfahrungen wurden mit einfachen LUBBOCK-Nestern gemacht, bei denen zwischen Rahmen und Glasdeckel eine Filzschicht geleimt war. JANET-Nester bewährten sich ebenfalls, namentlich bei den größeren Ameisen (*Formica*). WASMANN-Nester wurden nur versuchsweise einmal angewendet. Es zeigte sich, daß die günstigste Zeit zum Beobachten die bei Lampenlicht war. Bei grellem Tageslicht bot das Verhalten der Ameisen zur Grille oft ein ganz andres Bild dar als bei der den Ameisen angenehmen Wärme und den für sie nahezu unwirksamen gelben und roten Strahlen der Lampe. Bei der Fragestellung wurde in erster Linie den verschiedenen Ernährungsweisen der Grille, dem Grad der Duldung bei ihren Wirten, sowie der etwas problematischen Fortpflanzungsweise Aufmerksamkeit geschenkt. Das über die Biologie der übrigen Arten Bekannte wurde zusammenfassend dargestellt und zu kritischen Vergleichen mit der Lebensweise der einheimischen Species herangezogen.

Bei der morphologisch-anatomischen Untersuchung konnte auf eine gleichmäßige Berücksichtigung aller Organsysteme verzichtet werden, da sie in erster Linie den Zweck hatte, die biologischen Resultate zu stützen und zu erklären, d. h. eine Übereinstimmung von Bau und Lebensweise zu zeigen. In diesem Sinne wurden die Mundteile, der Darm, der weibliche Geschlechtsapparat und das Auge eingehender behandelt. Der Mitteldarm wurde einer besonderen Betrachtung gewürdigt, weil diesem Organ von jeher wegen seiner interessanten histologischen Verhältnisse ein großes Interesse gezollt wurde und einige neue Aufschlüsse über seinen Bau und seine Funktion nicht unerwünscht sein konnten. Aus ähnlichen Gründen wurde auch die Segmentierung des Abdomens, sowie der Bau der Legescheide kurz betrachtet. Endlich wurde in einem systematischen Anhang eine Übersicht über die bis jetzt bekannten Formen der Gattung *Myrmecophila* gegeben.

Zum Schluß sei erwähnt, daß zur Konservierung die besten Erfahrungen mit folgendem Gemisch gemacht wurden: Wasser 30 Teile, 96%iger Alkohol 15 Teile, konzentriertes Formol 6 Teile, Eisessig 2 Teile. Es genügte, die Objekte darin 4—6 Stunden zu belassen. Die Wirkung ward erhöht, wenn das Gemisch auf 50 bis 60° erwärmt wurde. Zur Färbung der Schnitte leistete die HEIDENHAINsche Hämatoxylinfärbung die besten Dienste. Als sehr zweckmäßig erwies es sich, die getrockneten Schnitte vor dem Lösen des Paraffins — es wurde ausschließlich solches von 60° Schmelztemperatur angewendet — in eine Alkohol-Ätherlösung von Photoxylin einzutauchen, wodurch das lästige Fortschwimmen der Chitinleisten (oder ganzer Schnitte!) vermieden wurde, ohne daß die Schnitte dadurch in der Tingierbarkeit beeinträchtigt worden wären.

A. Zur Biologie der Ameisengrillen, insbesondere von Myrmecophila acervorum Panz.

I. Geographische Verbreitung, Wirtsameisen und Ökologie.

1. Die geographische Verbreitung von Myrmecophila acervorum.

So wenig Arten die Gattung *Myrmecophila* aufweist, oder besser, so wenig von ihr bis jetzt bekannt sind, so verteilen sich diese doch auf alle fünf Erdteile.

Das Verbreitungsgebiet unsrer einheimischen *M. acervorum* ist — wenigstens in seiner südlichen und westlichen Ausdehnung — relativ am besten umgrenzt. Es ist sehr merkwürdig, daß in dem großen Bezirk, den sie einnimmt, nur eine einzige Art (*M. ochracea*), und auch diese nur im südlichen Europa und Nordafrika, neben ihr vorkommt; merkwürdig auch deshalb, weil man diesem Insekt — dem einzigen myrmekophilen Orthopter, das bis jetzt bekannt ist — wegen seiner sonderbaren Lebensweise kaum die zur Ausbreitung nötige Beweglichkeit zutraut, sondern bei ihm eher die Bildung lokaler Rassen oder Varietäten anzunehmen geneigt ist[1].

Wenn man die zahlreichen, in der Literatur verstreuten Fundortsangaben überblickt, so findet man, daß *M. acervorum* in einem großen Teile Süd- und Mitteleuropas vorkommt, daß jedoch die Fundorte sehr vereinzelt und zerstreut liegen. In Großbritannien, den skandinavischen Ländern und dem nördlichen Rußland scheint sie nicht vorzukommen. Relativ die meisten Fundorte sind in dem entomologisch am besten erforschten Deutschland festgestellt worden, wo als nördlichster Punkt ihres Vorkommens Königsberg anzusehen ist (ELDITT 1862). Der nächst südliche Fundort ist Berlin (PHILIPPI 1830). Von Thüringen meldet sie FISCHER DE FREIB. (1853); ich selbst erhielt aus Jena eine Anzahl Exemplare von Herrn TORNIER in Friedrichsort b. Kiel und eines von Schloß Goseck im Saaletal von Herrn Seminaroberlehrer EHRMANN in Leipzig. Sie kommt ferner vor bei Halle (BURMEISTER 1839) und Eisleben.

In Sachsen wurde sie bereits von MÄRKEL (1841, 1844) bei Pirna (Elbtal) gefunden, von VIEHMEYER bei Dresden (Pillnitz) und Meißen, von Herrn cand. rer. nat. KRÜGER bei Dippoldiswalde im Erzgebirge, von Leipziger Entomologen in dem östlich und südöstlich von Leipzig gelegenen Porphyrkuppengebiet bei Grimma. Im östlichen Deutschland ist sie nur aus Oberschlesien bekannt (KELCH 1852). Vom südlichen Deutschland liegen leider nur spärliche Sammelberichte vor. TÜMPEL (1907) bemerkt zwar, daß die Grille »an einigen Stellen in Bayern« vorkomme, macht jedoch leider keine näheren Angaben. Nach BRUNNER VON WATTENWYL (1892) fehlt sie jedoch in Süddeutschland. Herr cand. rer. nat. STICH aus Nürnberg, der in Mittel- und Oberfranken, sowie im Fränkischen Jura sehr eifrig nach Myrmekophilen gesucht hat, sagt mir, daß er *Myrmecophila* in diesen Gebieten nie angetroffen habe. Ebenso teilt WASMANN (1901) mit, daß er sie im Rheinland, sowie in Holland und Luxemburg in den Tausenden von Ameisennestern, die er während 16 Jahren untersucht hat, nicht gefunden habe.

Von der Schweiz berichtet bereits SAUSSURE (1877), daß *Myrmecophila* dort nicht vorkomme, eine Angabe, die mir von Herrn Prof. FOREL freundlichst bestätigt wurde.

---

[1] s. S. 417.

In Frankreich wurde sie gefunden: in Meudon b. Paris (SERVILLE 1839) und auf den I^s d'Hyères b. Toulon (BRUNNER v. WATT. 1882). In Südfrankreich fand sie auch FOREL (nach brieflicher Mitteilung).

In Spanien fand sie BOLIVAR (1876) bei Valencia und Alicante.

In Österreich und Ungarn wurde sie wiederholt angetroffen: In Böhmen von LOKAJ (1860) (BRUNNER v. W. 1882), von WASMANN bei Mariaschein (1894), ferner in der Umgebung von Wien (TÜRK 1879), von FRIVALDSKY (1868) wurde sie am Eisernen Tor — bei Orsowa und Mehadia — festgestellt.

Von Rußland sind nur zwei, von FISCHER DE WALDH. in seinen Orth. Imp. Ross. (1846) angegebene Fundorte bekannt. Der eine liegt bei Simferopol (auf der Krim), der andre bei Charkow, also beide im Süden.

In Italien mischt sich ihr Verbreitungsgebiet mit der ausschließlich südeuropäischen *M. ochracea*, da sie sowohl im Norden als im Süden vorkommt. Im Norden fand man sie: am Golf von Genua, und zwar bei Mentone (MOGGRIDGE 1874), bei Pisa, wo sie SAVI (1819) entdeckte, und von wo ich 1907 ein Exemplar von Herrn M. LINKE in Leipzig erhielt. Im Süden wurde sie von SILVESTRI (1903) bei Portici ziemlich häufig angetroffen. Merkwürdig ist, daß das europäische Verbreitungsgebiet nach Nordafrika übergreift. Bereits LUCAS (1849) meldet das »*Sphaerium mauritanicum*« aus Algier, und FOREL fand ein Exemplar bei Tabessa in Tunis (WASMANN 1890).

Es wäre gewagt, aus diesen teilweise höchst spärlichen Angaben weitgehende Schlüsse ziehen zu wollen über die Häufigkeit, bzw. Seltenheit dieses Insektes. Die Fundorte liegen zumeist bei großen Städten, d. h. eben da, wo die meisten Entomologen sammeln, und es sind mehr Stichproben, die man auf diese Weise erhält. Die Flüchtigkeit der Grille, die auch mir im Anfang manche Enttäuschung bereitete, dürfte zu einem Teil auch daran schuld sein, daß man ihr in den Sammlungen seltener begegnet. In Gebieten, in welchen sie vorkommt, kann man sie jedenfalls häufig, oder wenigstens nicht selten nennen, wenn man auch nur in einem sehr kleinen Teil der untersuchten Kolonien die Grille zu Gesicht bekommt. Den Ausdruck »gemein«, oder gar »molto commune«, wie ihn SILVESTRI für das Gebiet von Portici anwendet, möchte ich für die von mir durchstreiften Gebiete nicht unterschreiben. Unter einzelnen, isoliert liegenden Steinen oder Steingruppen fand ich die Grillen nie, sondern es waren stets gewisse Territorien, wo viele Hunderte von Ameisenkolonien dicht beieinander lagen. Jedenfalls bieten gerade solche Gebiete zur Ausbreitung und Entwicklung der Tiere die besten Bedingungen. Solche Stellen aber, wo sich das Ameisenleben ungestört entwickeln und entfalten kann, gibt es nicht allzu viele, und so mag die relative Verstreutheit und Seltenheit auch hiermit zusammenhängen. Nicht zu erklären ist jedoch auf diese Weise das völlige Fehlen der Grille in den von FOREL und WASMANN so sorgfältig durchsuchten Gebieten, ebenso ihr Fehlen wenigstens in einem Teile Süddeutschlands. Es ist daher wohl möglich, daß *M. acervorum* eine im Aussterben begriffene Art ist, und daß dieser Prozeß in jenen Gebieten bereits beendet ist. Die Art der Fortpflanzung, über die in Kapitel IV zu reden sein wird, legt diese Vermutung ebenfalls nahe, und wir werden bei dieser Gelegenheit nochmals auf diese Frage zurückkommen.

Zum Schlusse sei noch darauf hingewiesen, daß ein systematischer Vergleich der Species *acervorum* auf Grund einer eigens dazu angelegten Sammlung aus den verschiedensten Gebieten noch gar nicht stattgefunden hat, und daß es durchaus nicht ausgeschlossen ist, daß der Systematiker, wenn ihm einmal ein ausreichendes, gut konserviertes Material zur Verfügung steht, verschiedene Rassen oder Varietäten herausfinden wird. Bereits SAUSSURE bemerkt: »Ce petit insecte varie dans sa livrée du jaune-pâle au brun-marron. Je ne crois pas que les espèces qui ont été distinguées presque uniquement d'après la couleur, soient réellement différentes les unes des autres. Les individus de Dalmatie ont les segments bordés de jaune; ceux de Grèce et d'Algérie sont brun-roux« (SAUSSURE, Mél. orth., T. V, p. 460).

Ich selbst erhielt von Herrn LINKE ein Exemplar von *acervorum*, das bei Pisa in 600 m Höhe gefunden worden war, und das mir sofort durch seine dunkleren Querbinden auffiel, die im Alkohol überhaupt nicht hervortraten.

2. Die Wirtsameisen von Myrmecophila acervorum.

Die Wirtsameisen der übrigen Spezies sollen im folgenden Abschnitt (3) angeführt werden. Einstweilen möge daraus folgendes hervorgehoben werden: Die Lebensweise der meisten Ameisengrillen scheint auf Mehr- oder Vielwirtigkeit, die einiger andrer dagegen auf Einwirtigkeit zu deuten. *M. pergandei* und *M. nebrascensis* wurden bei acht Ameisenrassen gefunden, man kann sie demnach als vielwirtig bezeichnen; jedoch mit gewissen Einschränkungen, da z. B. *M. nebrascensis* nach WHEELER (1900) in der Umgegend von Austin (Texas) einer Ameisenart, nämlich *Formica fusca* v. *gnava* Bucley entschieden vor ihren andern Wirten, bei welchen sie auch gefunden wird, den Vorzug gibt. Es wird sich zeigen, daß bei *M. acervorum* etwas ähnliches zu konstatieren ist. *M. ochracea* scheint ebenfalls mehrwirtig zu sein. Sie bevorzugt jedoch gleichfalls eine ganz bestimmte Gruppe von Ameisen. nämlich die getreidesammelnden *Messor*-Arten des Mittelmeeres. Dagegen hat es den Anschein, als ob *M. americana* Sauss. (*prenolepidis* Wasm.)[1] einzig auf *Prenolepis longicornis* angewiesen sei. Bezüglich der übrigen Arten ist man zu sicheren Schlüssen kaum berechtigt, wie bei den übrigen amerikanischen und indischen Arten; oder es fehlen überhaupt jegliche Angaben über die Wirtsameise, wie bei *M. dubia* und *M. australis*[2].

Für *M. acervorum* führt schon Wasmann in seinem »Kritischen Verzeichnis« acht verschiedene Wirtsameisen auf, unter *d* drei Ameisen, bei welchen sie in Südeuropa und Nordafrika gefunden wurde, nämlich:

in Algier: bei *Aphaenogaster testaceopilosa* Luc. (Lucas 1849),

in Tunis: bei *Camponotus dichrous* For. (Forel!),

in Oberitalien (Mentone): bei *Camponotus lateralis* Oliv. (Moggridge 1874).

Silvestri (1903) sagt bezüglich des Neapeler Gebietes etwas allgemein: »molto commune nei nidi di varie specie di formiche e specialmente del Tapinoma.« Die Grille kommt also bei Neapel bei mehreren Ameisenarten, jedoch vorzugsweise bei einer vor. Ich selbst neigte im Anfang meiner Beobachtungen dazu, unsre einheimische Art als panmyrmekophil anzusehen, änderte jedoch nach und nach meine Ansicht völlig.

Ich hatte das Glück, zwei in ihrem Charakter ziemlich verschiedene Gebiete studieren zu können, in denen die Grille nahezu gleich häufig war. Das eine war ein in der Nähe von Eisleben gelegenes, mit Rasen bewachsenes Tal und umliegendes kahles Weinbergs- und Viehweidengebiet; das andre Gebiet lag einerseits mitten im Laubwald, anderseits an einem von Heidekraut bewachsenen und von Kiefern umsäumten sehr sonnigen Steinbruchsrand des Grimmaer Porphyrkuppengebietes. Das »Wiesengebiet« (es liegt — soweit es von mir durchstreift wurde — zwischen Oberröblingen a/S. und Rollsdorf, also im Bezirk des ehemaligen sog. »Salzigen und Süßen Sees«) war den Leipziger Entomologen schon längst als ein typisches Ameisengebiet bekannt. Von den Feldern zusammengetragene Steine, sowie im Rösertal überall verstreute Schiefer einer verlassenen Steinbruchshalde haben in dem wenig gestörten und nur zum Viehweiden benutzten Gebiet eine große Menge Ameisenkolonien mit ihren Gästen sich ansiedeln lassen. Ich habe folgende Arten bzw. Rassen festgestellt:

---

[1] Betreffs der Synonymie beider Arten vgl. den folgenden Abschnitt (3).

[2] Beschreibung s. C (Systematischer Anhang) Nr. 11.

1) *Myrmica rubra* L. subsp. *laevinodis* Nyl.
2) *M. rubra* L. subsp. *ruginodis* Nyl.
3) *M. scrabrinodis* i. sp. Nyl.
4) *M. scrabrinodis* Nyl. subsp. *rugulosa* Nyl.
5) *Tetramorium caespitum* L.
6) *Solenopsis fugax* Ltr.
7) *Lasius niger* i. sp. L.
8) *L. niger* subsp. *alienus* Foerst.
9) *L. flavus* Fabr.
10) *L. umbratus* i. sp. Nyl.
11) *Formica fusca* i. sp. L.
12) *F. fusca* L. v. *fusco-rufibarbis* For.

Davon waren gemein: *M. rubra, Tetramorium, L. niger* und *L. flavus*; *M. scabrinodis* war nur an höher gelegenen trockenen Stellen zu finden. *Solenopsis* nur vereinzelt. *L. alienus* war seltener als *L. niger*, *L. umbratus* seltener als *L. flavus*, die beiden *Formica*-Rassen — *F. rufibarbis* i. sp. fehlte vollkommen, kam jedoch an andern Stellen dieses Bezirkes vor — mochten ungefähr gleich häufig sein. Der Charakter des Gebietes wurde durchaus durch *M. rubra, Tetramorium, L. niger* und *L. flavus* bestimmt. Anders das »Heidegebiet«. Hier waren folgende Ameisen vertreten:

1) *M. laevinodis* Nyl.
2) *M. ruginodis* Nyl.
3) *M. scabrinodis* i. sp. Nyl.
4) *T. caespitum.*
5) *Camponotus herculaneus* Ltr. subsp. *ligniperda* Ltr.
6) *L. niger* i. sp. L.
7) *Formica sanguinea* Ltr.
8) *F. fusca* i. sp. L.

Den Charakter des Gebietes bestimmten die massenhaften *Camponotus* und gemischten *Formica*-Kolonien, denen jedoch die *Lasius*-Kolonien an Zahl nicht nachstanden; auch *Tetramorium* war gemein. *M. scabrinodis* war sehr häufig am Waldrand zu finden, dagegen habe ich *M. rubra* nur vereinzelt beobachtet, was bei dem trockenen Boden erklärlich ist. (Oberer Steinbruchsrand des Seelingstädter Hengstberges.) Das zweite Waldgebiet befand sich auf dem Kollm bei Trebsen und enthielt an einer gelichteten Laubwaldstelle nur *L. niger* und *L. flavus*.

Ferner war Herr H. Viehmeyer in Dresden so gütig, mir Notizen über ein ihm bekanntes *Myrmecophila*-Gebiet bei Pillnitz zu geben. Es handelte sich um einen nach Süden zu gelegenen Berghang, der mit gemischtem Wald bestanden war und — besonders an sonnigen, gelichteten Stellen — sowohl *sanguinea*-, *fusca*-, wie *Lasius*-Kolonien enthielt.

Wasmann schreibt in seinem Kritischen Verzeichnis (S. 176), daß *M. acervorum* vorzugsweise bei *F. sanguinea* und *fusca* bzw. deren Mischkolonien vorkomme und nur »manchmal« bei andern Formen, unter denen er *L. niger* und *alienus*, *M. laevinodis* und *Tetramorium* anführt. Ferner ist Wasmann (l. c.) der Ansicht, daß die kleine Form (Larve) ausschließlich bei *T. caespitum* vorkomme. Viehmeyer (1903) konstatiert für das Dresdener Gebiet, daß die Grille meist bei *L. niger* vorkomme. Als gelegentliche Wirte führt er an: *L. flavus*, *F. rufibarbis* v. *fusco-rufibarbis*, *M. scabrinodis*, *Camp. ligniperda*.

Ich bin auf Grund brieflicher Mitteilungen Viehmeyers und meiner eignen Beobachtungen zu etwas abweichenden Ergebnissen gekommen.

Von dem mir zur Verfügung stehenden Material von 182 Grillen stammten 68 aus dem »Wiesengebiet«, 83 aus dem »Wald- und Heidegebiet«. Nach meiner Sammelliste verteilen sie sich wie folgt:

I. Wiesengebiet:

Wirtsameise	Zahl der insgesamt gefundenen Individuen
M. rubra (vorwiegend *M. laevinodis*)	29
L. niger	19
L. flavus	7
T. caespitum	7
F. fusco-rufibarbis	4
F. fusca	1
L. alienus	1

II. Wald- und Heidegebiet:

1. Hengstberg b. Seelingstädt.

L. niger	34
F. sanguinea + *fusca*	5
T. caespitum	4

2. Pillnitz. (Waldgebiet mit *F. sanguinea* und *L. niger* — Viehmeyer)

Wirtsameise	Zahl der insgesamt gefundenen Individuen
L. niger ausschließlich	26

3. Kollm b. Trebsen.

L. niger	10
L. flavus	2

Beim Vergleich von I und II bemerkt man zunächst, daß die Grille im ersten Gebiet *M. rubra*, im zweiten dagegen *L. niger* als Wirt zu bevorzugen scheint. In I kommen auf *L. niger* 28 %, auf *M. rubra* 43 % aller Funde, in II dagegen 87 % allein auf *L. niger*. Da in den Kolonien selten mehr als zwei bis drei, meist überhaupt nur ein Exemplar gefangen wurde, so werden die Fehler dieser Verhältniszahlen nicht so groß sein. Daß *M. rubra* in allen Fällen (d. h. natürlich nur da, wo die Grille zwischen beiden wählen kann) *L. niger* vorgezogen wird, möchte ich nicht behaupten. Man wird jedoch nach diesen Angaben *M. rubra* nicht mehr als gelegentlichen Wirt der Grille bezeichnen dürfen. Ebensowenig darf man *F. fusca* und *F. sanguinea* gegenüber *L. niger* als Hauptwirte bezeichnen. Viehmeyers (1908 brieflich mitgeteilte) und meine Beobachtungen beweisen übereinstimmend ziemlich deutlich, daß das Umgekehrte der Fall ist. In beiden Gebieten stehen der Grille eine Unzahl Kolonien der blutroten Ameise zur Verfügung. Die Tabellen zeigen ferner, daß als Wirtsameisen in den bezeichneten Gebieten nicht in Betracht zu kommen scheinen: *Camponotus ligniperda, Myrmica scabrinodis, Solenopsis fugax.* Jedoch beweisen die früheren Angaben Viehmeyers (1903), daß ein gelegentliches, vereinzeltes Vorkommen bei *C. ligniperda* und *M. scabrinodis* nicht ausgeschlossen ist. Die übrigen in den Tabellen angeführten Ameisen weisen Zahlenverhältnisse auf, die zwar zum Teil durch die geringere Anzahl der Kolonien bedingt sind, denen man jedoch ziemlich gerecht wird, wenn man das Vorkommen der Grille bei ihnen ebenfalls als ein nur gelegentliches bezeichnet. Dazu habe ich noch zwei andre Funde zu notieren: Herr Felix Tornier in Friedrichsort b. Kiel fand bei Jena zwei Exemplare bei *Tapinoma erraticum*, Herr Max Linke in Leipzig mehrere Exemplare in einem Baumstamm bei *Lasius brunneus* bei Rippach (Rgbz. Merseburg). —

Wie oben bereits erwähnt, ist Wasmann der Ansicht, daß die Jugendform der Grille bei kleineren Ameisen (*Tetramorium*) lebe, wobei er die Frage, ob die eben aus dem Ei geschlüpften Grillen zu den Nestern der kleineren Ameisen wandern, oder ob die geschlechtsreifen Weibchen sich zum Zweck der Eiablage dahin begeben, offen läßt. An sich wäre ein Wirtswechsel ja nicht ausgeschlossen, da er auch bei Symphilen vorkommt (*Atemeles*); allein beide Möglichkeiten erscheinen mir nach den mitzuteilenden Beobachtungen ziemlich unwahrscheinlich.

Man kann bei *M. acervorum* sechs verschiedene Stadien unterscheiden. Nach der zweiten Häutung beginnt die Legescheide hervorzusprossen, nach der fünften Häutung erst hat man die Imago vor sich. Die von Wasmann sogenannte »Larvenform« entspricht Stadium I und II, die »mittlere Form« den Stadien III—V.

Nun fand ich von 149 Grillen bei *T. caespitum* — das Material Viehmeyers nicht gerechnet, da ich über die Häufigkeit der *Tetramorium*-Kolonien in jenem Gebiet keine Kenntnis habe — drei Imagines, acht mittlere Formen, drei Larven, also Imagines ebenso viele als Larven und nur fünf mittlere Formen mehr als Larven, die dabei zum Teil an Größe nur wenig hinter der Imago zurückstanden. *Tetramorium* war aber in jenem erwähnten Gebiet I außerordentlich gemein, so daß die Möglichkeit zu den von Wasmann angegebenen Wanderzügen gegeben wäre. Am Ufer des ehemaligen Salzsees gibt es sogar eine Stelle, wo sich fast ausschließlich *Tetramorium*-Kolonien befinden und ein Stein am andern liegt. Gerade an dieser Stelle fand ich die Grille nie, obgleich ich sie immer wieder besuchte, während sie in dem kaum 500 m entfernten *Lasius*-Gebiet häufig war.

Ich habe im ganzen 27 Jugendformen und 23 mittlere Formen gefunden, von denen entfallen:

Larven auf:		Mittlere Formen auf:	
L. niger	16	*L. niger*	18
M. rubra	7	*M. rubra*	1
T. caespitum	3	*T. caespitum*	8
L. flavus	1	*L. flavus*	1

Daraus kann man wenigstens ersehen, daß die Grillen bei verschiedenen Ameisen ihre Entwicklung durchmachen, und daß man in ausgesprochenen *Tetramorium*-Gebieten die jüngeren Entwicklungsstadien bei den Ameisen am häufigsten trifft, bei welchen sich auch die Imagines aufhalten. In den weniger zahlreichen Fällen, in welchen ich die Grille bei größeren Ameisen fand, bemerkte ich allerdings keine jüngeren Stadien (zwei der bei

F. sanguinea gefundenen Grillen waren jedoch im fünften Stadium); doch ist die Zahl jener Fälle zu gering, daß man ihr Vorkommen für gänzlich ausgeschlossen halten müßte. Möglich ist es immerhin, daß eine Larve eine *sanguinea*-Kolonie verläßt und zu einer *Lasius*-Kolonie wandert, ebenso kann man sich natürlich auch denken, daß ein Weibchen vor der Eiablage die Wohnung wechselt. Ich glaube jedoch nicht, daß später ein Zurückwandern erfolgt, weil dagegen die Zahlen der angeführten Tabellen sprechen, und ich glaube vor allem nicht, daß ein gesetzmäßiger Wirtswechsel wie bei *Atemeles* stattfindet. — Ich habe mehrfach beobachtet, daß verlassene *Lasius*-Nester (*L. niger* ist zu häufigem Nestwechsel geneigt) von *Tetramorium* besiedelt wurden und konnte es bei Seelingstädt durch bloßes Aufdecken der Steine einmal dahin bringen. Bleiben nun unter einem solchen Stein Eier der Grille zurück, und wird das Nest von *Tetramorium* besetzt, so erfolgt das Ausschlüpfen der jungen Grille bei diesen Wirten, bei denen sie vielleicht eine Zeitlang bleibt, um schließlich die von ihr bevorzugten Wirte aufzusuchen.

Der Umstand, daß die Grille bei den mittelgroßen *Lasius niger* und *Myrmica rubra* am häufigsten, bei den großen *Formica*-Arten und den kleinen *Tetramorium* dagegen seltener zu finden sind, legt es nahe, anzunehmen, daß der Grund in dem Größenverhältnis zwischen Grille und Wirtsameise liege, das tatsächlich bei ihren hauptsächlichsten Wirten am günstigsten ist. Die biologische Erklärung dieses Größenoptimums wird in Kap. II erörtert werden.

3. Geographische Verbreitung und Wirtsameisen der übrigen Myrmecophila-Arten.

1. *M. ochracea.*

Das Verbreitungsgebiet vom *M. ochracea* erstreckt sich auf einen Teil Südeuropas, Nordafrikas und Kleinasiens. Sie wurde festgestellt: in Sizilien (bei Syracus, Fischer de Fr. 1853), bei Portici, wo sie nach Silvestri (1903) gemein ist und neben *acervorum* vorkommt. Ebenfalls neben *acervorum* wurde sie bei Pisa gefunden (Linke!). Sie wurde weiter festgestellt: bei Triest (Stich!), bei Cattaro (Dalmatinische Küste, Novak 1888), auf Korfu, bei Athen, auf Syra (Brunner v. Watt. 1882), auf Euboea (b. Dystos, v. Oertzen! — Kgl. Mus. in Berlin), auf dem Lasithigebirge von Kreta (v. Oertzen! — Kgl. Museum in Berlin), bei Smyrna »und andern Orten Kleinasiens« (Brunner v. W.).

An der nordafrikanischen Küste ist sie bisher nur in Tunis (Forel!) gefunden worden (Wasmann 1890).

Die Wirte von *M. ochracea* scheinen in erster Linie die verschiedenen *Messor*-Arten (bzw. -Rassen) des Mittelmeergebietes zu sein, wie Wasmann (1890[1]) angibt, und wie von Silvestri (1903) bestätigt wird. Sie wurde bis jetzt gefunden bei:

Messor barbarus Emery[1] (Forel! Tunis) (Wasmann 1890[1]),
M. barbarus structor Ltr. (Silvestri! Portici) und (Linke! Pisa).
M. barbarus minor (Silvestri! Portici).
Pheidole pallidula Nyl. (Emery! Neapel), (Wasmann, Krit. Verz.).
Liometopum microcephalum L. (Emery! Neapel) ?[2] (Wasmann, Krit. Verz.).

Bei *Ph. pallidula* Nyl. wurde von Emery eine Larve gefunden, weshalb Wasmann (Krit. Verz. S. 177) der Ansicht ist, daß die Jugendformen überhaupt bei dieser Ameise leben, und ein ähnlicher Nestwechsel stattfände, wie er für *M. acervorum* annimmt. Silvestri unterläßt es leider, diesbezügliche Angaben zu machen, und so kann ich nicht entscheiden, ob die Wasmannsche Hypothese, die wir für *M. acervorum* als wenig glaubhaft hinstellten, bei *M. ochracea* den Tatsachen entspricht. Ein einziger Larvenfund — wenn ich recht unterrichtet bin, handelt es sich tatsächlich nur um ein Exemplar — dürfte zu einem Beweise kaum genügen.

2. *M. salomonis.*

M. salomonis ist bis jetzt in einem einzigen Exemplar von Forel in Tunis gefunden worden, und zwar bei *Monomorium salomonis* L. (Wasmann 1890).

3. Die *Myrmecophila*-Arten Nordamerikas.

Den nordamerikanischen Ameisengrillen ist mit unsern beiden europäischen Arten gemein, daß ihr Verbreitungsgebiet zum Teil ein ähnlich großes ist, daß sie jedoch in einzelnen Gebieten völlig zu fehlen scheinen. So sagt Scudder (1899) über ihre geographische Verbreitung:

> »The different species are widely distributed over our country, but there are vast tracts, where none are yet known to occur, although the conditions would appear wholly favorable. Two species are found on the Pacific coast west of the

---

[1] Bezeichnung nach Emery.

[2] Vgl. S. 430.

Sierras, one in the north, the other in the south; two others west of the Mississippi and east of the Rocky Mts., one of them having been found in Minnesota, Nebraska and northern New-Mexico, the other in eastern Nebraska only; while the fifth species is confined to the Atlantic coast from Maryland to Georgia. The interior basin between the great continental ranges, the Gulf States, and the region between the Alleghanies and the Mississippi, as well as the North Atlantic district, are, so for as we yet know, uninhabited by *Myrmecophila*.

M. pergandei Brun.

Columbia-Distrikt (Pergande!) (Scudder 1899).
Georgia (Morrison!) (Scudder 1899).
Maryland (Bruner 1884).

Im Columbia-Distrikt wurde *M. pergandei* von Pergande »sehr häufig« bei folgenden Ameisen gefunden (Scudder):

Camponotus melleus Say,
C. pennsylvanicus De G.,
C. marginatus Latr.,
Formica subsericea Say,
F. integra Nyl.,
Aphaenogaster tennesseeensis Mayr,
Crematogaster lineolata Say,
Formica pallidefulva Ltr. (Wasmann, Krit. Verz.).

Pergande hebt, nach den Mitteilungen Scudders, keine hervor, die als Wirt von *M. pergandei* besonders bevorzugt wäre. Jedoch bemerkt Wasmann (Krit. Verz. S. 177) auf Grund seines von Pergande erhaltenen Materials, daß die erwachsenen Formen vorzugsweise bei *F. fusca subsericea*, die Larven und mittleren Formen vorwiegend bei *Crematogaster lineolata* lebten. Die übrigen von Scudder angeführten Ameisen werden als mehr gelegentliche Wirte aufgefaßt. — Zwischen *F. subsericea* und *Cr. lineolata* besteht kein beträchtlicher Größenunterschied, daß man diesen hier zur Begründung der Wasmannschen Hypothese heranziehen könnte. Inwieweit die Tatsachen dafür sprechen, entzieht sich meiner Beurteilung, da mir nur das — durch Herrn Prof. Wasmann freundlichst zur Verfügung gestellte — bei *Crematogaster* gefangene Material durchzusehen möglich war. Dieses Material, aus zehn Kolonien entnommen, enthielt allerdings vorzugsweise mittlere und Larvenformen; nämlich von 21 Individuen acht Larven, sieben mittlere Formen und sechs Imagines, von denen fünf Männchen, also auch etwas kleinere Formen als die 4,3 mm großen Weibchen waren. Das gleiche Material enthielt eine 1,4 mm lange Larve, die bei *Aph. tennesseensis* gefangen war. Diese Ameise ist ungefähr 4,5—5,5 mm lang, also ungefähr unsrer *Myrmica rubra* entsprechend. Ich halte jedenfalls die Frage über die Wirtsameisen der Larve von *M. ochracea, pergandei* und ebenso der übrigen Arten noch nicht für entschieden, glaube jedoch nicht, daß sich wesentliche Unterschiede von dem Verhalten unsrer *M. acervorum* herausstellen werden.

M. formicarum Scudd.

M. formicarum ist an mehreren Orten Kaliforniens gefunden worden, bei Sisson mit *Camponotus laevigatus* Sm. (Morse!) (Scudder 1889).

M. oregonensis Brun.

Britisch Columbia (Taylor!) und Oregon, bei *Formica neorufibarbis* Em. (Morse!) (Scudder).

M. nebrascensis Brun.

Das Verbreitungsgebiet von *M. nebrascensis* ist bei weitem das größte der fünf nordamerikanischen Arten, da es sich über das ganze Gebiet zwischen Rocky Mts. und Mississippi erstreckt. Sie wurde bis jetzt in folgenden Staaten gefunden:

Nebraska (Brunner!) (Scudder),
New Mexiko (Cockerell!) (Scudder),
Minnesota (Lugger!) (Scudder),
Texas (Wheeler 1900).

Wheeler fand die Grille in Texas (Umgebung von Austin) bei folgenden Ameisen:

F. fusca L. subsp. *subsericea* Say v. *gnava* Buckley (am häufigsten),

weniger häufig bei:

Pogonomyrmex barbatus Sm.,

selten bei:

Camponotus castaneus Latr.,
Pachycondyla harpax Fab.

In New-Mexiko wurde sie bei *F. exsectoides* gefunden und bei einer Ameise der *rufa*-Gruppe (Bruner!) — vielleicht: *Formica puberula* Em., *F. integroides* Em., *F. rubiginosa* Em. oder andern Formen.

M. nehawkae Brun.

Nebraska — bei *Crematogaster lineolata* Say (BRUNER!) (SCUDDER).

4. *M. americana* Sauss. und *M. prenolepidis* Wasm.

Diese beiden Formen sind in geographischer Beziehung sehr interessant. Als Heimat der zweiten Art, *M. prenolepidis*, wurde von WASMANN (1905) Indien bezeichnet, wo sie von ASSMUTH in Bombay und bei Khandala bei einer einzigen Ameisenart, nämlich *Prenolepis longicornis* Latr. in großer Zahl gefunden und an WASMANN gesandt worden war; ferner war sie noch von P. HEIM im Ahmednagar-Distrikt (bei Wallon) gesammelt worden. Bei derselben Ameise wurde sie von Herrn Dr. E. A. GÖLDI in Parà (Brasilien) gefangen. WASMANN erkannte, daß die indische Grillenart und die bei derselben Ameise gefundene brasilianische identisch seien und erklärte diese seltsame Erscheinung mit der einleuchtenden Hypothese, daß *Prenolepis longicornis* samt ihren Gästen (*Myrmecophila* und *Coluocera*, einem myrmekophilen Käfer aus der Familie der Lathridiiden) durch die Schifffahrt von Indien nach Brasilien verschleppt worden seien.

M. americana Sauss. war, wie bereits in der Einleitung erwähnt wurde, WASMANN entgangen. Nun gestehe ich gern, daß ich nach der sehr dürftigen Beschreibung SAUSSURES (Mél. orth., T. V p. 461) ebensowenig imstande gewesen wäre, einen Vergleich beider südamerikanischer Arten anzustellen. Ich besichtigte, um die Beschreibung SAUSSURES wenn möglich zu ergänzen, die vier Exemplare des Berliner Kgl. Museums, auf welche sich SAUSSURES Diagnose bezieht und war nicht wenig überrascht, in ihnen sogleich die mir aus dem reichen WASMANNschen Material wohlbekannte *M. prenolepidis* wieder zu erkennen. *M. americana* ist von derselben Größe wie *prenolepidis*, ist ebenso dunkel schwärzlichbraun (im aufgetrockneten Zustand) gefärbt und durch dieselbe charakteristische, fast das ganze Mesonotum einnehmende Querbinde ausgezeichnet. Ferner läßt sich an zwei der im übrigen in miserablen Zustand befindlichen Exemplare die für *M. prenolepidis* typische kurze und stumpfe Legescheide erkennen (Textfig. 23, Beschr. s. syst. Anh. Nr. 9). Ich stehe daher nicht an, der allgemeinen Regel folgend, den — allerdings treffenderen — Namen *M. prenolepidis* zu streichen und dafür den älteren *M. americana* Sauss. wieder einzuführen. Das Rätsel der geographischen Verbreitung dieser Art wird durch diese Feststellung kaum komplizierter als es vorher war. SAUSSURE gibt als Heimat von *M. americana* Columbia an; die vier Exemplare der Berliner Sammlung tragen — außer dem Namen des Sammlers

(Moritz) — keine nähere Bezeichnung, auch fehlt die Angabe der Wirtsameise.

Wasmann (1905) hebt hervor, daß *Prenolepis longicornis* in der ganzen heißen Zone, mit Ausnahme von Australien, vorkomme, daß sie jedoch in Ostindien und den benachbarten Gebieten Südostasiens am häufigsten sei, weshalb er den östlichen Schwingungspol des Äquators als Heimat sowohl der Ameisen als ihrer beiden Gäste *Myrmecophila* und *Coluocera* ansieht und die Hypothese aufstellt, daß *Prenolepis longicornis* durch den Jahrhunderte dauernden Handelsverkehr nach dem südamerikanischen Festland eingeschleppt sei. Dafür sprechen nach seiner Ansicht zwei Umstände: erstens, daß das Verbreitungsgebiet der *P. longicornis* in Südamerika sich nur auf die Küsten erstrecke; und zweitens, daß nach den Beobachtungen Assmuths (s. a. Assmuth 1907) *P. longicornis* samt ihren beiden Gästen zu häufigen Umzügen geneigt ist.

Ob *P. longicornis* auch in Columbia vorkommt, ist mir nicht bekannt; es ist jedoch kein Grund vorhanden, nach den Mitteilungen Wasmanns, es nicht anzunehmen und daher auch wenig Grund, die für *M. prenolepidis* einzig annehmbare Hypothese nicht auch zur Erklärung der Synonymie von *M. prenolepidis* Wasm. und *M. americana* Sauss. heranzuziehen.

5. Vier noch unbeschriebene Arten aus Indien.

Außer *M. prenolepidis* Wasm. werden von Wasmann vier weitere Formen erwähnt (Krit. Verz. und 1905[1]), von denen zwei vorläufig als Varietäten von *acervorum* angeführt werden (s. syst. Anh. Nr. 12). Wasmann ist selbst der Ansicht, daß sie sich später vielleicht als von *acervorum* verschiedene Arten herausstellen werden:

1) *M. acervorum* var.

Orisa (Ind. Nordostküste) — bei *Bothroponera sulcata* Mayr (Taylor!),

2) *M. acervorum* v. *flavocincta* Wasm.

Kanara (Ind. Südwestküste) — bei *Plagiolepis longipes* Jerd. (Aitken!).

Wasmann hält 2) für die Larve von 1). Die beiden andern Formen sind von Wasmann noch nicht benannt worden. Die eine (syst. Anh. Nr. 12 c) wurde in Wallon (Ahmednagar-Distrikt) bei *Pheidole wroughtoni* For. gefunden (Heim!), die andre (syst. Anh. Nr. 12 d) in Nordwestindien bei *Camponotus compressus* F. (Smythies!). Endlich erwähnt Wasmann in einer Fußnote einige sehr kleine Exemplare, die ebenfalls in Wallon, jedoch bei *Pheidole sulcaticeps-poonensis* For. gefangen wurden und die vielleicht als Larven der bei *Ph. wroughtoni* gefundenen Form anzusprechen sind.

6. *M. dubia* Sauss.

Die einzige andre Stelle in Asien, an der *Myrmecophila* gefunden wurde, sind die südöstlich von Singapur gelegenen Bintang-Inseln[1], wo *M. dubia* Sauss. von Böttger entdeckt wurde (Saussure 1877). (Das einzige gut erhaltene Exemplar befindet sich im Kgl. Museum zu Berlin, Kat.-Nr. 4078.) Saussure ist wegen der großen Ähnlichkeit, die diese Art mit *M. acervorum* besitzt, der Ansicht, daß sie aus Europa »avec des plantes de jardins« eingeschleppt worden sei. Nun ist allerdings diese Ähnlichkeit mit *acervorum* eine sehr große, daß man kaum einen andern Unterschied herausfinden kann als den sehr unzuverlässigen der Farbe: *M. dubia* ist etwas heller braun gefärbt als *acervorum*. Dagegen stimmen Größe, Breite und Farbe der Pro- und Mesonotumbinden anscheinend völlig mit den gleichen Merkmalen unsrer einheimischen Grille überein (syst. Anh. Nr. 9). Ich hielt zunächst eine Verschleppung ebenfalls für nicht unmöglich. Herr Prof. Forel sagte mir jedoch, daß eine Verschleppung mitteleuropäischer Ameisen nach tropischen Gebieten ausgeschlossen sei; was aber für den Wirt gilt, gilt erst recht für den Gast, und man wird daher *M. dubia* als endemische Art dieses Gebietes anzusehen haben, deren Merkmale allerdings stark nach *acervorum* konvergieren.

7. *M. australis* Tepper[2].

In Australien ist bisher nur diese einzige Art gefunden worden, von der sich ein Exemplar im Berliner Kgl. Museum befindet und das den Vermerk trägt: »Südaustralien, unter Ameisen, Adelaide, Koll. Zietz.« Die Wirtsameise selbst ist leider nicht beigegeben. Dieser Fund ist deshalb sehr interessant, weil durch ihn das Gesamtverbreitungsgebiet der Gattung bedeutend erweitert wird und die Annahme, daß diese über die ganze Erde verbreitet ist, eine weitere Stütze erhält.

---

[1] Saussure (Mél. orth. S. 461) schreibt irrtümlich »Bitang«, die Fundortsetikette trägt den richtigen Namen.

[2] Beschreibung s. syst. Anh. Nr. 11.

4. Ökographische Notizen. Die Grillen beim Nestwechsel ihrer Wirte.

In ökologischer Beziehung scheinen die Grillen ein ziemlich ähnliches Verhalten insofern zu zeigen, als sie sich vorwiegend bei den Ameisen aufhalten, die entweder ganz oder doch zumeist unter Steinen leben. Wenn man den Stein einer *Myrmecophila*-haltigen Kolonie aufdeckt, so findet man meist ein oder mehrere Individuen an der Unterseite des Steines sitzend; sie halten sich im Ameisengewühl auf, wo es am dicksten ist. Versuche, der Grillen, die im Nestinneren sitzen, habhaft zu werden, mißlingen meist, da sie mit unglaublicher Geschwindigkeit ein neues Loch ausfindig machen, in dem sie auf Nimmerwiedersehen verschwinden. Die Zahl der Grillen in einem Nest scheint bei *M. acervorum* im Durchschnitt nicht beträchtlich zu sein. Mittlere Kolonien von *M. laevinodis* enthielten selten mehr als zwei bis drei Grillen. Wasmann (1901) fand bei Mariaschein eine *F. sanguinea*-Kolonie mit 18, ich eine *L. niger*-Kolonie mit zehn Grillen. Diese Fälle scheinen seltener zu sein. *M. nebrascensis* fand Wheeler (1900) dagegen zu 20—30 Individuen in einem Nest. Ebenso deuten die Angaben Assmuths (Wasmann, 1905[1]) darauf hin, daß *M. americana* zu vielen in einem Neste lebt.

In Baumstümpfen scheinen die Grillen nur vereinzelt vorzukommen. Eine mir von Herrn Linke in Leipzig gezeigte Kolonie von *L. niger*, die sich in einem Eichenstumpf (bei Altenbach) angesiedelt hatte, enthielt fünf Grillen, die durch Aufspalten des Holzes mit dem Stemmeisen zum Vorschein kamen. In dem umgebenden Waldbezirk lagen keine Steine umher. Ich vermute, daß der Baumstumpf von dem von zahlreichen *L. niger*-Kolonien bewohnten, etwa 100 Schritt entfernten Waldrand aus besiedelt worden ist, und daß die Grillen ihren Wirten bei der Auswanderung gefolgt sind (s. d. Ende dieses Abschnittes). Der einzige weitere ähnliche Fall ist der mir gleichfalls von Herrn Linke mitgeteilte und schon erwähnte Fund bei Rippach (*Lasius brunneus*); das Vorkommen bei *L. brunneus* war bereits im vorigen Kapitel als ein nur gelegentliches, vielleicht sogar zufälliges bezeichnet worden. Ferner sah Emery (1891) »in Portici mehrmals eine kleine blasse Ameisengrille am Eingang der Nester von *Liometopum microcephalum* Panz.«, einer in Italien häufigen und ausschließlich Eichenstämme bewohnenden Ameisenart. Silvestri äußert sich zu dieser Angabe Emerys nicht, so daß es unentschieden bleiben muß, ob *Liometopum microcephalum Myrmecophila* — Wasmann vermutet, daß *ochracea* gemeint ist — als häufigen oder nur gelegentlichen Gast besitzt. Nahe liegt jedoch, anzunehmen, daß auch *M. ochracea* vorzugsweise unter Steinen anzutreffen ist, wie ihre Wirte, die hauptächlich unter Steinen lebenden *Messor*-Arten.

Bruner (1884) bemerkt zu *M. pergandei* und *M. oregonensis*, daß sie bei verschiedenen Ameisen anzutreffen seien, jedoch speziell bei solchen, »as live in rotten stumps and logs or under stones in damp localities«, und Wheeler (1900), daß *M. nebrascensis* vorzugsweise bei den unter Steinen lebenden *F. fusca-subsericea* var. *gnava* vorkomme. Eine Notiz Scudders (1899), *Myrmecophila oregonensis* sei »common in British Columbia under almost every slab of wood in some places, whether there are ants or not« wird von ihm mit Recht als unglaubwürdig hingestellt. Jedenfalls beruht diese Beobachtung (die Scudder von Herrn Dr. Fletcher mitgeteilt worden war) auf einer Verwechslung.

Am merkwürdigsten ist in ökologischer Beziehung die Lebensweise von *M. americana* Sauss., die von Assmuth in Bombay studiert wurde (Wasmann 1905).

Prenolepis longicornis, die Wirtsameise jener Grille, hat nach Assmuth (1907) höchst verschiedenartige und zum Teil seltsame Quartiere, die mit ihrer Gewohnheit, in oder bei menschlichen Wohnungen sich anzusiedeln, zusammenhängen: Mauerritzen, Fugen im Fußbodenbelag, Hohlräume unter Balken und Dachziegeln, Blumentöpfe, leere sowie gebrauchte, beliebige Löcher in Bäumen, vertrocknete aufgerollte Blätter und ähnliche Schlupfwinkel. Bei der Mühelosigkeit, ein neues Quartier zu finden, ist *P. longicornis* zu häufigem Nestwechsel geneigt, der besonders die zur trockenen Jahreszeit im Freien angesiedelten Kolonien mit Eintritt der Regenperiode zwingt, nach geschützten Stellen des Hauses umzuziehen. Es ist nun sehr interessant, daß sich *M. americana* an die Wanderlust ihrer Wirte völlig angepaßt hat und mit ihnen von Ort zu Ort zieht. Assmuth (l. c. S. 363/64) schreibt wörtlich:

> »Erst erscheinen einige Plänkler oder Kundschafter, die vor dem Nesteingang unruhig hin- und hersuchen oder auch eine Strecke weit in der Richtung zum neuen Neste auf der beim bevorstehenden Umzug zu benutzenden Straße voranlaufen und dann wieder zum alten Hause zurückkehren. Finden sie den Weg frei und melden dies daheim, dann kommt mit einem Male die ganze Prozession aus dem engen Nestloch hervorgestürzt, und das mit einer Hast und mit einer Eile, als ob die Kolonie sich auf der wildesten Flucht befände. Dicht gedrängt, in ziemlich breiter Reihe, rennen die *Prenolepis*, so schnell sie nur können, voran. Mitten zwischen ihnen verstreut bemerkt man die zahlreichen schwerfälligeren Königinnen. Viele von den Arbeitern tragen Larven oder Puppen in

den Zangen, andre rasen unbelastet mit um so größerer Schnelligkeit voran. Zu dem Ameisenzuge gesellen sich die verschiedenen Gäste. Es machte mir immer besonderes Vergnügen, diese zu beobachten. Als erste zeigten sich die ziemlich schnell und stoßweise laufenden, mit den *Prenolepis* fast gleichen Schritt haltenden *Myrmecophila.* Als letzte erschienen die kleinen rotbraunen *Coluocera*« (myrmekophiler Lathridiide).

Diese Beobachtungen Assmuths bilden eine hübsche Bestätigung dessen, was Savi bis jetzt als einziger über die auswandernden *M. acervorum* berichtet hat. Obgleich Wasmann diese Stelle bereits in der Übersetzung zitiert, möchte ich sie, um vollständig zu sein, hier nochmals mitteilen (nach Wasmann):

> ».... Beobachtet man dann die lange Prozession, welche die alte Wohnung mit der neuen verbindet, so sieht man die kleinen Grillen, welche zugleich, vermengt mit den Ameisen hier und dort, zur neuen Wohnung gehen, mit Unterbrechungen marschierend und stoßweise kleine Anläufe nehmend, welches ihre gewöhnliche Bewegungsweise ist. Sie gehen nicht hinaus vor dem Schluß der Wanderung, wenn die Weibchen hinausgehen; sie gehen direkt zur neuen Wohnung, ohne wieder umzukehren und machen nur auf jenen Zwischenstationen Halt, welche die Arbeiterinnen erreicht haben, um sich auszuruhen.

Da es mir selbst weder in dem teilweise von hohem Gras bestandenen Wiesengebiet, noch weniger bei Seelingstädt, wo von Heide und meterhohem Gras alles überwuchert war, gelang, einen geordneten Wanderzug der Ameisen zu verfolgen, versuchte ich am 9. September 1908 mein Heil auf einem von Vegetation entblößten Beet meines Gartens.

Ich setzte 3^{45} ein Lubbock-Nest mit einer sehr volkreichen Kolonie von *L. niger* und drei Grillen in die Mitte des Beetes und legte etwa 30 cm davon entfernt einen flachen Stein samt einer Grasscholle auf die Erde. Die Ameisen wurden durch mehrmaliges Lüften des Deckels und verschiedene andre Insulte gestört, so daß sie um 4 Uhr begannen, nach jenem Stein auszuwandern, nachdem ich an der benachbarten Ecke des Lubbock-Nestes einen Ausgang geschaffen hatte. Ich folge im übrigen meinen während der Beobachtung gemachten Notizen:

»4 Uhr. — 25—30 Ameisen verlassen das Nest und patrouillieren zerstreut umher, einige haben den Stein erkundschaftet.

4^{5}. — Nach der dem Lubbock-Nest gegenüberliegenden Kante des Steines hat sich eine Straße formiert, auf der ein regelmäßiges Hin und Her von plänkelnden Ameisen stattfindet.

4^{7}. — Die erste Puppe wird hinübergetragen.

4^{20}. — Die Königin wird hinüber geschleppt, von einer kleinen Schar sie beständig zerrender und leitender Ameisen umgeben. Die

Grillen laufen geschäftig im Nest im Gewühl der forteilenden und noch unvermindert wiederkehrenden Ameisen umher.

4^{25}. — Weitere Kundschafter haben das etwa 80 cm entfernte, in die Erde führende Loch eines Regenwurmes ausfindig gemacht; eine zweite Straße bildet sich vom Stein nach diesem Loch, in dem nach einigen Minuten auch die ersten Ameisen mit Larven und Puppen verschwinden.

4^{45}. — Die vom Lubbock-Nest nach dem Stein führende Straße ist bereits schwächer bevölkert; nur noch wenige Larven im Nest.

4^{50}. — Die erste Grille wandert bis zur Ausgangsöffnung, die sie prüfend untersucht; kehrt um. Gleich danach die zweite Grille, die ebenfalls wieder Kehrt macht.

4^{52}. — Die erste Grille verläßt das Nest, trifft mit einer zurückkehrenden Ameise zusammen: kurzes Betasten mit den Fühlern auf beiden Seiten, genau wie bei den häufig sich begegnenden Ameisen. Dann läuft die Grille (I) schnurgerade nach dem Stein, unter dem sie verschwindet und wo sie vorläufig verborgen bleibt; sie folgt genau der in diesem Augenblick unbegangenen Straße. Gleich darauf auch die zweite Grille; auch sie biegt nicht 1 cm von der Straße ab und bleibt unterm Stein; der Larventransport vom Stein nach dem Loch dauert fort.

5 Uhr. — Die dritte Grille, die nur einen Fühler besitzt, betritt mehrere Male die vom Lubbock-Nest führende Straße, biegt jedoch jedesmal nach rechts oder links ab und kehrt zum Nest zurück.

5^{5}. — Grille I verläßt den Stein und läuft, ohne einer Ameise zu begegnen, jedoch genau auf dem von den Ameisen eingehaltenen Wege, nach dem 80 cm entfernten Loch, in welchem sie nach kurzem Zögern verschwindet. Mehrere Ameisen, Puppen tragend, folgen in einiger Entfernung.

5^{12}. — Grille II kommt wie I unterm Stein hervor, läuft zum Loch und verschwindet.

5^{30}. — Ich setze III, die in dem fast leeren Nest umherirrte, auf die erste Straße, sie läuft schnell und ohne Unterbrechung nach dem Stein.

5^{45}. — Die letzten jungen Ameisen werden von älteren Arbeitern zum Loch transportiert. III nicht mehr sichtbar; möglich, daß sie mir entgangen ist, denn als ich den Stein und die Grasscholle aufhob, war sie nicht zu sehen.«

Während der folgenden 2 Tage sah ich nur einzelne Ameisen auf meinem Beete umherstreifen; das ursprüngliche kleine Loch war verschüttet und die Ameisen offenbar nach einem neuen Quartier gezogen. Da ich noch weitere Umzüge zu beobachten hoffte, grub ich die lockere Erde nicht auf, sondern wartete, ob nicht irgendwo eine Nestöffnung zu finden sein möchte. Bereits am nächsten (3.) Tage fand ich am äußersten Beetrand eine der ersten völlig gleiche Öffnung in der Erde, in welcher einige Ameisen aus- und eingingen. Schon wollte ich beginnen, den Boden ein wenig aufzugraben, als eine meiner drei Grillen mit lebhaft sichernden Antennen in der Öffnung erschien; im nächsten Augenblick jedoch war sie bereits wieder im Loch verschwunden. Ich unterließ das Aufgraben. Die Ameisen blieben jedoch auch hier nicht. Wohin sie mit ihren anhänglichen Gästen wanderten, konnte ich leider nicht mehr feststellen.

Dieser Versuch bestätigt im ganzen die Beobachtungen Savis (und auch Assmuths), fügt jedoch einige bemerkenswerte Einzelheiten hinzu. Mit Savis Notiz stimmt zunächst überein, daß die Grillen zuletzt (»nicht vor dem Schluß der Auswanderung«) auswanderten, ferner daß sie (außer III) direkt, ohne Unterbrechung nach dem neuen Neste zogen. Bei Savi (und Assmuth) wandern jedoch die Grillen mitten unter den fortziehenden Ameisen, während sie bei diesem Versuch ganz allein ihren Weg fanden. Es ist nicht nötig, daß dies die Regel sei, es zeigt aber, daß die Grillen ihren Weg finden, indem sie, genau wie eine Ameise, den Geruchsspuren ihrer Wirte folgen, die den Erdpartikelchen der Straße gegen Ende der Wanderung am intensivsten anhaften, und wir können schon hieraus schließen, daß die Grillen einen ähnlichen topochemischen Geruchssinn in ihren Fühlern besitzen, wie ihre Wirte, die Ameisen. Diese Tatsache wird um so mehr einleuchten, wenn die biologische Bedeutung der Fühler des weiteren erklärt und ihr Zusammenhang mit der teilweisen Reduktion des Auges dargetan sein wird. (Vgl. Kap. II und B. Kap. I Abschnitt 1).

Die Unhaltbarkeit der Bemerkung Scudders über das Vorkommen von *M. oregonensis* auch außerhalb von Ameisennestern war bereits betont worden. Jedoch auch Wheeler (l. c.) meint bei *M. nebrascensis* häufig Grillen beobachtet zu haben, welche in von ihren Wirten verlassenen Nestern zurückgeblieben waren. Wasmann (1901) leugnet diese Möglichkeit mit Recht. Es muß jedoch auch eine Erklärung dieser Beobachtung versucht werden, die ich nur für falsch gedeutet halte. Auch ich hatte mir im Anfang einige Fälle notiert, wo ich an völlig verlassene Kolonien glaubte; z. B. fand ich am 10. Oktober 1907 eine Grille in einem offenbar völlig verlassenen Nest, denn nicht eine

Ameise war auf dem Nestboden oder am Stein zu sehen. Gerade an diesem Morgen jedoch waren solcher scheinbar leerstehender Nester sehr viele. Der Grund war leicht einzusehen, denn es war ein ziemlich kalter, nebliger Oktobermorgen. Als jedoch die Sonne hervorbrach, hatten sich eine große Zahl dieser verlassenen Nester bevölkert. Ein ähnliches Beispiel bietet eine der beiden *F. sanguinea*-Kolonien, in denen ich die Grille fand: Unter dem Stein, den ich zuerst aufdeckte, sah ich drei Grillen; nur ab und zu war jedoch eine Ameise zu sehen, ich zählte im ganzen etwa sechs bis sieben. 1 m davon entfernt befand sich jedoch eine sehr stattliche *sanguinea*-Kolonie, in die ich zur Probe eine Arbeiterin des ersten Nestes setzte. Sie wurde betastet und aufgenommen, woraus hervorgeht, daß die Grillen sich aus irgendwelchen Gründen in einem augenblicklich unbenutzten Zweignest ihrer Kolonie befanden. So oder ähnlich sind vielleicht auch die Wheelerschen Fälle zu deuten. Sehr merkwürdig ist die Mitteilung Savis, daß er die Grillen »häufig in der Nacht im Umkreis der Ameisennester« habe umherstreifen sehen. »Sobald sie das Licht der Fackel bemerkten, deren ich mich bediente, flohen sie und suchten die Nesteingänge auf, um sich darin zu verstecken.« Sollte diese Beobachtung beim trüben Schein einer Fackel nicht auf einer Täuschung beruhen? Wasmann (1901) meint zwar, daß bei dieser Gelegenheit die Paarung der Geschlechter und die Auswanderung der Jugendformen (zu Nestern kleinerer Ameisen) oder der Weibchen (zur Eiablage) erfolge; das sind jedoch Vermutungen, die teils schon im vorigen Kapitel zurückgewiesen wurden, teils später noch widerlegt werden (vgl. Kap. V). Andre biologische Gründe lassen sich aber kaum anführen.

II. Über das Verhalten von M. acervorum zu Myrmica laevinodis.

Wenn man in einem Lubbock-Nest eine Kolonie von *Myrmica laevinodis* mit einer oder mehreren Ameisengrillen längere Zeit beobachtet, empfängt man sehr bald den Eindruck, daß es sich hier um ein symbiotisches Verhältnis handelt, bei welchem die Lebensweise des einen Teiles, nämlich des Gastes auf das feinste auf die des Wirtes abgestimmt ist. Der eigentümlich tönnchenförmige Körper (Taf. XXII, Fig. 1), dessen günstige Schwerpunktslage fast eine völlige Drehung am Ort ermöglicht, die fast beständig bewegten Fühler, mit denen jede Gefahr, jeder günstige Moment zu Diebereien prompt gewittert wird, die gespreizten, auffallend großen Cerci, die muskulösen Hinterbeine, die das Tier zu 10—13 cm weiten Sprüngen befähigen — dies alles fällt schon bei oberflächlicher Betrachtung ins Auge.

Das gewöhnliche Bild, das sich darbietet, wenn man den Pappdeckel vom Nest genommen hat und die Ameisen sich an das Licht gewöhnt haben, ist, daß sich die Grille scheinbar völlig unbehelligt unter den träge dasitzenden oder langsam umherlaufenden Ameisen bewegt. Sie hält sich meist bei der Hauptschar der mit der Pflege und Fütterung der Larven beschäftigten Ameisen auf, wo sie selbst nur selten untätig ist, beständig zwischen ihren Wirten umherläuft, um ihrer Lieblingsbeschäftigung nachzugehen: dem Belecken der Ameisen. Wie sie dabei verfährt, möge aus folgender Tagebuchnotiz vom 17. Mai 1908 hervorgehen:

»Die Ameise verhält sich der leckenden Grille gegenüber genau ebenso wie bei der Reinigung durch eine Gefährtin. Die Grille beginnt zunächst die ruhig dasitzende Ameise am rechten Hinterbein zu belecken. Die Ameise legt sich halb auf den Rücken, zieht Fühler und Beine ein. Die Grille benagt sorgfältig die Hinterbeine weiter, indem sie zuerst Tibia und Tarsus des rechten, dann des linken langsam durch ihre Mundteile zieht. Dann leckt sie den Thorax und tritt dabei mit beiden Vorderbeinen auf die sich behaglich räkelnde Ameise. Nun kommt das mittlere Beinpaar an die Reihe, das gleichfalls von oben bis unten abgescheuert wird und schließlich die Vorderbeine. Dann klettert sie wieder auf den Rücken der Ameise und beleckt diesen; dabei fährt sie ihr im Eifer über die Augen und den Kopf, ohne daß die Ameise dadurch irritiert wäre. Ja als die Grille den Kopf selbst sorgfältig zu putzen beginnt, reckt sie ihn weit nach hinten, so daß jene sorgfältig die ganze Unterseite abnagen kann. Ihre Fühler hält die Grille, wenn sie — wie es meist der Fall ist — senkrecht zur Achse des Ameisenkörpers steht, horizontal in einem Winkel von 180° ausgebreitet, so daß sie mit dem rechten bezüglich linken Fühler den Kopf der Ameise leise berührt und ihn sanft streichelt, mit dem andern Rücken und Abdomen trifft.«

Es kommt jedoch häufig vor, daß sie auch eine der im Nest umherstreifenden Ameisen stellt, diese Halt macht und sich belecken läßt, um dann wieder ihres Weges weiter zu ziehen, während die Grille sich einer andern Ameise zuwendet. Von einer völligen Sorglosigkeit und Unbekümmertheit der Grille den Ameisen gegenüber kann man kaum reden. Wenn sie z. B. eine ihr stillhaltende Ameise beleckt, so achtet sie dabei genau auf alles, was um sie vorgeht. Kommt eine vorüberlaufende Ameise in das Bereich ihrer schräg nach oben stehenden Cerci, so stellt sie sich meist so ein, daß sie mit einem Fühler nach der Vorüberlaufenden sichert. Kommt sie direkt auf sie zu, so weicht sie aus, läuft ein Stückchen davon, um wieder zurückzukommen und weiter zu lecken, oder leckt an der andern Seite weiter. Ähnliches gilt, wenn ihr bei ihren eignen Streifzügen durchs Nest eine Ameise entgegenkommt: In den meisten Fällen biegt sie in der für sie charakteristischen Weise ab, indem sie in enger Kurve nach rechts oder links ausweicht, so daß die ihr begegnende Ameise von ihrer Gegenwart überhaupt nichts bemerkt. Diese raschen Drehungen und engen Kurven in der Bewegungsweise der Grille sind von WHEELER mit Recht im Gegensatz zu der geradliniger verlaufenden und flachere Kurven schlagenden Ameisenbewegung gestellt worden (WHEELER 1900). Allen Forschern fiel ferner das eigentümlich Ruckweise, Stoßweise in den Bewegungen der Grillen auf (SAVI; WASMANN 1901; VIEHMEYER 1905; ASSMUTH 1907). Es ist ein immerwährendes Huschen und Anhalten. Ist die Luft rein, und keine Ameise in der Nähe, so sind die Fühler nicht still, sondern werden prüfend langsam bewegt, indem sie sich abwechselnd zu einem Winkel von etwa 120—140 öffnen und zu einem Winkel von 60—70 schließen. Kommt sie jedoch in Ameisennähe, so beginnt sofort ein lebhaftes Sichern nach beiden Seiten. Sind die Ameisen träge und ruhig — z. B. wenn sie sich selbst putzen, oder wenn sie mit dem Eier- und Larvenvorrat beschäftigt sind —, so vermeidet sie es seltener, von vorn in direkte Berührung mit den Ameisenfühlern zu kommen. Sie verhält sich dann genau so wie eine Ameise: die Antennen werden eine kurze Zeit leise sich berührend gekreuzt und die Begegnung ist beendet; auf seiten der Ameise ist nicht die geringste feindliche Bewegung zu bemerken.

Es ist sehr gelungen, zu beobachten, daß die Grille von einer ähnlichen Putzsüchtigkeit besessen ist wie die Ameisen auch. Ist sie nicht damit beschäftigt, einen ihrer Wirte abzuscheuern, so sieht man, wie sie ihre eignen langen biegsamen Antennen durch die Mundteile zieht, ein Bein nach dem andern dieser Prozedur folgen läßt, zuletzt die Cerci mit den Spornen der Hintertibien sorgfältig mehrere Male durchkämmt und schließlich noch mit hochgekrümmtem Körper die zu diesem Zweck vertikal auf den Boden gestellte Legescheide von oben bis unten benagt. Bei dieser lange dauernden Beschäftigung, die sie mitten im Ameisengewühl vornimmt, wird sie oft fünf- bis sechsmal gestört. Sie dreht sich dann mit lebhaft sichernden Antennen ein- oder zweimal im Kreise umher und setzt das Putzgeschäft fort.

Es gelingt ihr durchaus nicht in allen Fällen, eine Ameise längere Zeit zu belecken; oft wird sie von der Ameise nicht beachtet, oder diese hält nur kurze Zeit still. Ebenso verfährt die Grille nicht gleichmäßig gründlich. Entweder beleckt sie nur das Abdomen, das dann von der Ameise etwas nach oben gerichtet wird, damit jene auch die Unterseite putzen kann, oder nur die Beine, um sich sofort einer andern zuzuwenden. Sicher bin ich nach meinen zahlreichen Beobachtungen, daß der Kopf der Wirtsameise seltener beleckt wird, meist nur in den Fällen, wo die Ameise ein deutliches Wohlbehagen zum Ausdruck bringt, wie im oben geschilderten Falle.

Die Larve der Grille weicht in ihrem Leckinstinkt sowie überhaupt in ihrem ganzen Verhalten den Ameisen gegenüber nicht von der Imago ab. Infolge ihrer Kleinheit ist sie nur öfters als das erwachsene Tier genötigt, mit den Vorderbeinen auf den Rücken der Ameise zu klettern. Wie Savi schon treffend bemerkt, klettern die Grillen auf den zusammengeknäuelten Ameisen mit großer Ungeniertheit umher. Ich beobachtete einmal, wie eine Grille einer trinkenden und halb im Wasser stehenden Ameise auf den Rücken kletterte, sich daran anklammerte und quer zum Wasser hinunterbeugte, um ebenfalls zu trinken; auf diese Weise vermied sie naß zu werden, wie das von ihr benützte Reittier.

Auf den Unterschied in der Funktion der Antennen und Cerci muß besonders hingewiesen werden. Auf Reize, welche die cercale Zone treffen, reagiert die Grille in allen Fällen negativ, d. h. sie entweicht oder bringt den reizenden Gegenstand (eine von hinten sich nähernde Ameise) in den Bereich ihrer Fühler, indem sie sich schnell um ihre Achse dreht. Die Bedeutung der Fühler wird daher in ihrer Beweglichkeit liegen. Die unbeweglichen Cerci vermitteln, daß sich überhaupt ein Gegenstand nähert, die beweglichen Antennen, wie er sich nähert, ob schnell, ob feindselig usw. Auf die Bedeutung der Antennen muß noch mehrfach zurückgekommen werden. Es genüge daher dieser vorläufige Hinweis.

Von den oben genannten Forschern wird nicht erwähnt, daß die Grillen auch die Larven und Nymphen (ungedeckten Puppen) der Ameisen belecken. Ich folge einem Stenogramm vom 23. Juni 1908:

»Die Grille fängt plötzlich mit Ungestüm an, die in einer Ecke des Nestes liegenden Ameisenlarven zu belecken. Dabei steht sie mitten unter den ebenfalls mit den Larven beschäftigten Ameisen, die, wenn die Grille in ihre Nähe kommt, ruhig ihre Fühler etwas anziehen, Platz machen und sie wirtschaften lassen, als sei sie eine um ihre Brut besorgte Gefährtin. Die Grille verfährt mit einer Heftigkeit, wie kaum eine Ameise. Die Larven werden wie Säcke hin und her gedreht und gezerrt, von oben bis unten beleckt, wieder gedreht und gezerrt und nochmals beleckt und so fort, bis vier oder fünf abgescheuert sind und die Grille sich wieder den Ameisen zuwendet.« Ich habe diese

Beobachtung wiederholt notiert, jedoch merkwürdigerweise nur bei *M. rubra* (*laevinodis*).

Silvestri (1903) und Viehmeyer (1905) machten zum ersten Male die wichtige Beobachtung, daß *Myrmecophila acervorum* an den Fütterungen der Ameisen teilnimmt. Silvestri sah einmal, wie eine Grille sich eine Weile nach Art der myrmekophilen Lepismatiden an der Fütterung zweier *Tapinoma* beteiligte, das andre Mal beobachtete er, daß die Grille diese Fütterung kurze Zeit allein fortsetzte. Viehmeyer bemerkte, wie die Grille, der es nicht gelang, sich an der Fütterung zu beteiligen, blitzschnell nach beendeter Fütterung die Mundöffnung der fütternden Ameise ableckte und sich darauf schleunigst zurückzog.

Mit diesen Beobachtungen war die durch die Arbeiten Wasmanns und Wheelers noch unaufgeklärte Ernährungsfrage der Lösung entschieden näher gebracht. Beiden Beobachtungen ist gemeinsam, daß das Benehmen der Grille dabei ein diebisches war, ähnlich dem, das Janet (1896) an *Lepismina polypoda* schildert. Hier wie da schnelles, vorsichtiges Sichdazwischenschieben und nicht minder schnelles Sichzurückziehen. Ich möchte nun hierzu einige Beobachtungen mitteilen, welche diese Auffassung etwas modifizieren:

14. Febr. 1908. — »Eine Ameise bettelt eine andre um Fütterung an; sie wird gewährt. Sofort gesellt sich eine zweite Ameise hinzu und kurz darauf eine dritte. Alle vier Ameisen stehen ungefähr im Kreise, die Körper und Köpfe schräg nach oben gerichtet. In demselben Augenblick schiebt sich an dem einzigen noch einigermaßen freien Platz als vierter Gast die Grille dazwischen, richtet sich ihrerseits ebenfalls etwas auf wie die Ameisen und beginnt zu saugen. In dieser Stellung verharren Ameisen und Grille mehrere Sekunden, bis sie zu gleicher Zeit auseinandergehen, ohne daß von einer Ameise die Täuschung bemerkt worden wäre; auch die Grille benimmt sich nicht besonders vorsichtig.«

21. Febr. 1908. — »Eine Ameise füttert die andre. Die Grille sitzt etwa 2 cm davon entfernt, leise ihre Fühler bewegend, an der Nestwand. Sowie jedoch die Fütterung beginnt, kommt sie geradenwegs herbei und schiebt sich mit großem Ungestüm dazwischen. Sie verfährt so heftig, daß sie die Gefütterte einfach beiseite drängelt, so daß diese leer ausgeht; mit ihren Fühlern trillert sie beschwichtigend auf dem Kopf der Fütternden. Sie hört auf und leckt auch noch der gefütterten Ameise, die von der Grille um ihre Nahrung gebracht worden war, die offenbar noch ein Tröpfchen enthaltenden Mundteile ab. Nun wendet sich diese nochmals zu ihrer Gefährtin,

um sich füttern zu lassen, aber wieder schiebt sich die dreiste Grille dazwischen, verdrängt jene zum zweiten Male und leckt ihr wie erst das kümmerliche Restchen vom Munde fort. Weder die Fütternde noch die Gefütterte machen den geringsten Versuch, sich der Grille gegenüber irgendwie feindlich zu zeigen.«

Ich beschränke mich auf die Mitteilung dieser beiden Beobachtungen. Aus beiden geht hervor, daß das Verhalten der Grille an sich natürlich ein diebisches ist, daß ihr dreistes Benehmen jedoch, ähnlich wie ihre Lecktätigkeit, von den Ameisen wie das einer Gefährtin aufgenommen und geduldet wird. Fälle, wo das Verhalten der Ameisen ein andres war, werden später besonders diskutiert werden (Kap. IV Abschnitt 1). Man kann häufig beobachten, wenn man Ameisen mit Insekten füttert, daß sie abgerissene Fleischstückchen teilen oder einander uneigennützig überlassen. Auch diese Erscheinung wird vom Raubinstinkt der Grillen ausgebeutet, was folgende Beobachtung vom 11. Juli 1908 am besten illustriert:

»Ich setze zwei frisch getötete fette Fliegenweibchen ins Nest. Bald sehe ich eine Ameise mit einem großen Stückchen Fleisch in den Kiefern daher kommen; sie macht schließlich Halt und beginnt es zu verzehren. Die in der Nähe sich umhertreibende junge Grille (mittlere Form, Stadium III), die kaum ein Drittel der Länge der Ameise hat, wittert das Fleischstückchen, kommt herzu und fängt an kleine Stückchen abzureißen. Dabei muß sie sich fortwährend von neuem aufrichten, um überhaupt hinauflangen zu können. Schließlich reckt sie sich einige Male ruckweise, nur auf den Hinterbeinen stehend, in die Höhe und reißt ihr das ganze Stück Fleisch, das noch einmal so groß ist als ihr Kopf, aus den Mandibeln und macht sich damit schnell aus dem Staube; doch ohne verfolgt zu werden, denn die Ameise läßt ihr, trotzdem sie eigentlich den Größenunterschied und den damit verbundenen verminderten, also Ameisen-unähnlicheren Reiz wahrnehmen mußte, ruhig ihre Beute. Die Grille fängt an, das Fleischstückchen zu benagen. Sobald aber in der Nähe eine Ameise auftaucht, nimmt sie sofort ihre glücklich eroberte Beute auf und trägt sie weg. Dabei eckt sie mit dem für sie viel zu großen Batzen überall an, so daß sie ihn des öfteren verliert und schließlich doch die Geprellte bleibt, da eine Ameise schnell das verlorene Gut an sich nimmt und es wegträgt.«

Auch die häufige Gewohnheit der Ameisen, eine Gefährtin durch Auffordern mit den Fühlern zum Hergeben der Beute zu bewegen, hat ihr Gegenstück, wie aus folgender Beobachtung hervorgeht:

31. Okt. 1908. — »Sehr merkwürdig zu beobachten ist, wie eine Larve (Stadium II) sich vergeblich abmüht, einer Ameise die Beute (ein Stückchen einer Ameisenlarve) zu entwinden, was ihr bei ihren schwachen Kräften natürlich nicht gelingt. Sie hilft sich jedoch durch folgendes Manöver: Sie bearbeitet die Ameise unausgesetzt mit ihren Fühlern, packt also die Beute nicht an, sondern bettelt die Ameise an, ihr das Stückchen zu lassen. Diese gibt dem ungestümen Drängen schließlich nach und überläßt ihr die Beute. Eine andre Ameise kommt hinzu und beginnt gleichfalls an dem Larvenstückchen anzubeißen. Die Larve verfährt wieder so, d. h. betrillert den Kopf der anbeißenden Ameise. Diese nimmt jedoch die Aufforderung weniger gnädig auf, sie öffnet drohend ihre Kiefer und schnappt nach der kleinen Grille, die sofort retiriert und am entgegengesetzten Ende des Fleischstückchens weiter frißt, wobei sie unbehelligt bleibt.«

Die drohende Haltung der zweiten Ameise möchte ich nicht als Feindseligkeit speziell der Grille gegenüber auffassen, da sie sich zufrieden gab, als diese am andern Ende weiterfraß und keine Verfolgung aufnahm. In einer Ameisenkolonie kann man, wie Forel (1907) in seinen »Psychischen Fähigkeiten der Ameisen« betont, sehr wohl gewisse individuelle Affektverschiedenheiten beobachten, die sich in ähnlichen Abweichungen vom sozialen Instinkt, Insulten gegen die Gefährtinnen u. dgl. äußern. (Über ausgesprochene Feindseligkeiten vgl. Kap. IV, Abschn. 1.) Endlich teile ich noch eine dritte, am 22. Mai 1908 gemachte Beobachtung mit:

»Ich sehe eine Ameise ein Stückchen Fleisch in den Mandibeln halten. Sie bemüht sich, es zu zerkleinern. Da ich die Ameisen zuletzt am 17. Mai, und zwar mit einem Gemisch von Zucker, Honig und Wasser, also keinerlei Fleischnahrung gefüttert habe, kann es sich nur um eine Ameisenlarve handeln, die zugunsten der zahlreichen hungernden Larven verfüttert wird. Plötzlich kommt die Grille (Imago) hinzu, macht sich mit lebhaft sichernden Antennen an den Kopf der kauenden Ameise heran, beißt in das Fleischstückchen hinein und beginnt tüchtig zu zerren, dabei immer den Kopf der Ameise durch Trillern mit den Fühlern beschwichtigend. Ich sehe deutlich, wie die Grille einzelne Stückchen herausreißt und hinunter würgt, sofort wieder sich einbeißt und von neuem zu zerren beginnt, ohne daß die Ameise Versuche macht, die Räuberin abzuweisen. Die Grille läßt sich jedoch mehrere Male durch andre, zufällig vorbeilaufende Ameisen stören, läßt auf Sekunden ab, durch rasche Drehungen ausweichend und sich auf kleine Strecken entfernend, kehrt durch eine geschickte Wendung aber immer wieder zurück. Schließlich tritt ein, was ich nach dem Gebahren der Grille erwartet hatte: Die Grille reißt das Fleischstückchen an sich und macht sich damit aus dem Staube. **Die Ameise nimmt keinerlei Verfolgung auf.** Wenige Sekunden danach sehe ich, wie eine andre Ameise eine noch lebende Ameisenlarve zwischen den Mandibeln hält, sie preßt, bis sie am After platzt und der Inhalt aus der Haut herausquillt. Wie vorhin beginnt die Ameise diese Masse zu zerkleinern; eine zweite gesellt sich hinzu und verfährt wie die Grille, die inzwischen ihre erste kleine Mahlzeit beendet hat. Aber schon wittert sie den neuen Braten. Sie macht sich, wie vorhin an die eine, so jetzt an die beiden, das Larvenstückchen haltenden Ameisen heran und zerrt nach der dritten Richtung. Die zweite Ameise ist dieses Mal jedoch die stärkere, sie trägt die Beute davon. Allein die Grille läßt nicht ab und versucht der Siegerin ihre Beute durch erneutes Zerren abzujagen. Schließlich läßt diese den eroberten Bissen fallen, was die Grille als die bei weitem flinkere sofort benutzt, um sich damit endgültig zu entfernen und ihn, etwas abseits, ungestört zu verzehren.«

Es war bereits (S. 438) mitgeteilt worden, daß die Grillen — wenigstens bei *M. rubra* — nicht nur die Ameisen, sondern auch deren Larven und Nymphen belecken. Allein nicht immer haben sie es nur auf ein Belecken abgesehen, wie aus der folgenden Beobachtung hervorgeht:

23. Juni 1908. — »Ich sehe die Grille damit beschäftigt, eine von den ältesten Ameisenlarven sorgfältig zu belecken. Plötzlich läßt sie ab und läuft etwas abseits mit einem weißen Etwas zwischen den Mandibeln. Sich nähernden Ameisen weicht sie behutsam aus. Währenddem sehe ich, wie das weiße Etwas allmählich verschwindet. Ich meinte zunächst, die Grille hätte — wie SILVESTRI es von *M. ochracea* beschreibt (1903, vgl. Kap. III) — eine lebende Larve fortgetragen, um sie zu töten und zu verzehren. Doch befinden sich nur drei bis vier kleine Larven im Nest, die der Beute der Grille an Größe ungefähr entsprechen könnten. Wohl aber sehe ich, daß einige der alten, ausgewachsenen Larven ähnliche Fragmente zerquetschter Larven zwischen ihren Mandibeln eingeklemmt haben, eine Fütterungsweise, die nicht selten zu beobachten ist. Es bleibt nichts übrig, als anzunehmen, daß die Grille der Larve, die sie vorhin so eifrig beleckte, den Bissen vom Munde gerissen hat.«

Noch deutlicher ist folgende Beobachtung, die wenige Minuten darauf an derselben Grille gemacht wurde:

»Eine Ameise füttert eine Larve in gewohnter Weise, indem sie die Mundpartie der Ameise in ihre Mundöffnung bringt und Nahrung aus dem Kropfe spendet. Die Fütterung dauert nur kurze Zeit. Ein dicker glänzender Tropfen ist deutlich auf der Mundöffnung der Larve zu erkennen. Sowie die Ameise ihre Fütterung beendet hat, kommt die Grille blitzschnell hinzu, überfällt geradezu die Larve und leckt den dicken Tropfen, den diese jedenfalls in den nächsten Augenblicken selbst noch geschluckt hätte, mit einer wahren Gier auf.«

Die weiteren Notizen über dieselbe Erscheinung bieten im einzelnen nichts Neues; in den meisten Fällen handelte es sich um die Beraubung eben gefütterter Larven. Es war aber überhaupt zu beobachten, daß immer, wenn die Larven beleckt wurden, die Mundgegend besonders lange und sorgfältig behandelt wurde, was darauf schließen läßt, daß es die Grillen dabei auf kleine Nahrungsrestchen abgesehen haben, die bei den Fütterungen hier zurückbleiben. Besonders bemerkenswert erscheint mir nur noch die folgende Notiz:

17. Mai 1908. — »Eine Ameise schickt sich an, eine Larve zu füttern. Sie hat bereits die Mandibeln geöffnet und der Nahrungstropfen quillt hervor. In diesem Augenblick drängt sich flink die Grille heran und leckt den hervorquellenden Tropfen ab. Die Larvenfütterung unterbleibt. Ein feindseliges Verhalten der Ameise ist nicht zu bemerken.«

Nach diesen Beobachtungen ist es eigentlich beinahe zu erwarten, daß die Grille sich auch selbständig von den Ameisen füttern läßt. Wenn z. B. die Grille eine Fütterung zweier oder mehrerer Ameisen selbständig und allein fortsetzt (s. Beobachtung vom 21. Februar 1908!), noch dazu mit lebhaft trillernden Fühlern, so kommt dies einer direkten Fütterung schon ziemlich nahe; ebenso das zuletzt geschilderte Beispiel (17. Mai), bei welchem die Grille der Larvenfütterung überhaupt zuvor kommt. Wenn bei diesen Manipulationen schon ein sehr ameisenähnliches Verhalten seitens des Schmarotzers nötig war, so erst recht bei der selbständigen Fütterung, bei welcher das Benehmen der Grille dem einer Ameise zum Teil sehr ähnlich wird. Dies geht aus den folgenden Beobachtungen deutlich hervor:

»Eine Ameise bettelt eine andre in üblicher Weise um Nahrung. Sofort drängt sich die Grille hinzu, drängelt die Bettelnde beiseite, die auch »bereitwillig« Platz macht. Nun fordert die Grille erneut zur Fütterung auf, indem sie wie *Atemeles* in schräg aufgerichteter Stellung mit den erhobenen Vorderbeinen[1] lebhaft die

---

[1] *Atemeles* ist der einzige Ameisengast, von dem bisher diese vollendet mimetische Art der Aufforderung bekannt ist.

Seiten des Kopfes der Ameise streichelt und beklopft, während die Fühler in sanft streichelnder Bewegung über die Oberseite des Kopfes gleiten. Das Benehmen der Grille wird jedoch so ungestüm, daß sie die — wie es scheint — zur Fütterung nicht sehr aufgelegte Ameise während etwa 10 Sekunden $2^1/_2$ cm rückwärts drängt. Das Gebahren der Ameise war durchaus friedlich.«

28. Juni 1908. — »Mitten unter den träge dasitzenden Ameisen und Larven fordert die Grille plötzlich spontan eine der Ameisen zur Fütterung auf. Sie streckt ihren Kopf gerade aus nach vorn und trommelt leicht mit beiden Vorderbeinen an die Seiten des Kopfes der Ameise, während die Maxillarpalpen sehr lebhaft das Labrum derselben betrillern. Die Ameise selbst streichelt leise mit beiden Fühlern abwechselnd über den Kopf der Grille und läßt zwischen die geöffneten Mandibeln einen hellen Tropfen treten, welchen die Grille 9—10 Sekunden lang gierig fortsaugt.

Noch charakteristischer für das ungestüme Gebahren der Grille ist die folgende Beobachtung:

18. Juli 1908. — »Die Grille läuft plötzlich schnurgerade und rasch auf die Mundöffnung einer Ameise zu und beginnt mit trillernd streichenden Vorderbeinen und auf dem Labrum trillernden Palpen zur Fütterung aufzufordern. Die Antennen sind in heftigster Wirbelbewegung, wie sonst bei keiner Gelegenheit. Es hat den Anschein, als ob die Grille eine Art Überrumpelungsmanöver spiele. Die Fütterung dauert 10—12 Sekunden; während dieser Zeit drängt die Grille die nahrungspendende Ameise heftig rückwärts. — Noch toller treibt sie es jedoch bei einer zweiten Ameise, die sie sofort nach Beendigung der ersten Fütterung stellt: Die Ameise saß ruhig auf dem Larvenvorrat, mit diesem beschäftigt, und war vorher, wenigstens nicht unmittelbar vorher, nicht gefüttert worden. Die Grille schießt plötzlich von der Seite auf die Mundöffnung der Ameise zu, drängt sich im Kreise Front gegen Front und wirbelt mit den Antennen und trillernd-streichelnden Vorderbeinen und Palpen auf den Kopf der Ameise. Dabei ist sie so ungestüm und wild, daß sie die Ameise völlig im Kreise herumdrängelt; ja als diese dadurch allmählich auf die Seite zu liegen kommt, wird sie noch zudringlicher, bis schließlich die von dem Wirbel gelinde betäubte Ameise ganz auf den Rücken zu liegen kommt; nun spreizt sie sich in ihrer ganzen Länge über ihr geschundenes Opfer, immer noch heftig trillernd und die Mundöffnung beleckend, was im ganzen 20—25 Sekunden währt.«

III. Die Ernährung.

Im II. Teile dieser Arbeit (B. Kap. I Abschnitt 3) wird gezeigt werden, daß der Hypopharynx zu einem specifischen Leckorgan ausgebildet worden ist. Allein auch ohne diesen Nachweis liegt es nach dem im vorigen Kapitel Mitgeteilten nahe, anzunehmen, daß die Hauptbeschäftigung der Grille, nämlich die Beleckung ihrer Wirte, in engem Zusammenhang mit ihrer Ernährung stehe. Anderseits zeigten die Beobachtungen, daß die öligen Hautdrüsensekrete — wenigstens bei *M. acervorum* — nicht die einzige Nahrung bilden, sondern daß die Grille daneben auch am Tische ihrer Wirte schmarotzt. (Durch Teilnahme an den Fütterungen, Beraubung der Ameisen um ihre Beute, Bestehlen der gefütterten Larven, direkte Fütterung durch Aufforderung nach Ameisen- [und *Atemeles-*]Art.)

Wasmann (1901) erwog die Frage, ob die Grillen beim Lecken es nicht auf die auf den Ameisen schmarotzenden Milben abgesehen haben könnten (bei *F. sanguinea* auf die Hypopen des Sarcoptiden *Tyroglyphus wasmanni* Mon.). Wie jedoch aus der Berleseschen Monographie der myrmekophilen Acarinen zu ersehen ist (Berlese 1904), kommt *Tyroglyphus* nur unter den anormalen Bedingungen des künstlichen Nestes zu beträchtlicher Entwicklung. Keine der von mir eingetragenen *sanguinea*-Kolonien enthielt überdies *Tyroglyphus* oder Hypopen desselben. Dagegen zeigte sich, daß eine nicht geringe Anzahl der Lubbock-Nester, deren Boden mit feuchter Erde bedeckt war, von winzigen Gamasiden geradezu wimmelte, die mit der den Ameisen vorgelegten Insektennahrung ins Nest gelangt waren. Diese (nicht-myrmekophilen) Milben bemächtigten sich auch sehr bald nach ihrer Art der lebenden Ameisen und bedeckten sie teilweise mit einer wahren Kruste, so daß eine Anzahl daran zugrunde ging. Um zu untersuchen, ob die Grille beim Abbürsten der Ameise diese Milben fräße, wurden mehrere Grillen mit sechs *Myrmica laevinodis*, die an den Beinen und am Abdomen damit behaftet waren, zusammengesperrt. Nach 3 Wochen war noch nicht die geringste Abnahme der Milbenräude zu konstatieren; außerdem war mit stärkerer Lupenvergrößerung genau zu beobachten, wie die Grille sekundenlang über eine von Milben besetzte Stelle scheuerte, ohne daß diese dabei von der Stelle gewichen wären. Die Milben sitzen offenbar außerordentlich fest, was sich übrigens auch beim Belecken der Ameisen durch ihre Gefährtinnen zeigt, die gleichfalls nicht imstande sind, sich gegenseitig von den lästigen Schmarotzern zu befreien. Die Frage, welche Rolle bei der Ernährung die Hautdrüsensekrete für sich spielen möchten, konnte leider nur in unzureichender Weise gelöst werden. Um jede Art andrer Ernährung — der Grillen wie der Ameisen — auszuschließen, wurden Grillen teils völlig isoliert, teils mit hungernden Ameisen in feuchten Gipszellen ohne Erde gehalten; außerdem wurden den Ameisen sämtliche Eier und Larven sowie die Königin genommen, um auch diese Nahrungsquelle auszuschließen. Es ergab sich:

Zahl der Ameisen	Lebensdauer der Grillen in Tagen
0	7—9
20	18
50	21
105	24

Der erhöhten Lebensdauer bei größerer Zahl der Ameisen ist vielleicht nur geringer Wert beizumessen. Offensichtlich ist nur, daß tatsächlich die Grillen sich durch bloßes Belecken der Ameisen einige Zeit länger am Leben zu erhalten vermögen als ohne Ameisen[1]. Da jedoch die Ameisen selbst durch ihr Hungern sich unter völlig veränderten Stoffwechselbedingungen befanden — es starb eine große Anzahl von ihnen —, so ist den absoluten Werten wenig oder gar kein Wert beizumessen. Es ist nun die Frage nicht von der Hand zu weisen, ob — wenigstens bei *M. acervorum*, von der zunächst hauptsächlich die Rede ist — die zweite Art der Ernährung nicht eine Eigenschaft ist, die später erworben wurde, also nachdem die Beleckung der Ameisen durch Ausbildung besonderer Werkzeuge fixiert war. Ein derartiger Wandel in der Ernährung wäre nicht neu. Escherich (1902) beobachtete z. B. bei dem bei *Myrmecocystus viaticus* lebenden *Oxysoma oberthüri*, daß dieses zwar noch die Symphiliecharaktere aufweist — Verbreiterung der Ligula, Trichome, Fettglanz —, daß jedoch kein Belecken durch die Ameisen und keine Fütterungen durch dieselben mehr stattfinden, sondern daß *Oxysoma* sich ausschließlich noch von den fettigen, eifrig abgeleckten Hautsekreten seiner Wirte ernährt (wie

---

[1] Über die chemische Beschaffenheit der hierbei in Frage kommenden Nahrungsstoffe ist man völlig im Dunkeln. Als Hautdrüsen, die ein Sekret absondern, kommen nach Janet (1898) nur das im Thorax gelegene Paar der »glandes de l'anneau médiaire« und zwei kleinere Abdominaldrüsen in Frage, über deren Funktion nur Hypothesen bestehen. Über eine sekretorische Funktion des Corpus adiposum, die möglicherweise durch die porösen Intersegmentalhäute stattfindet, und die vielleicht den charakteristischen Fettglanz des Abdomens bedingen möchten, weiß man erst recht nichts.

Escherich auch durch Experimente nachwies). Wie Escherich bereits treffend hervorhebt, bieten *Oxysoma* und *Myrmecophila* nur durch die gemeinsame Lecktätigkeit — also rein äußere — Analogien. Phylogenetisch dagegen stellen sie — in bezug auf ihre Nahrungsinstinkte — Gegensätze dar. *Oxysoma* gab die ihm als Symphilen zuteil gewordene Pflege (Fütterung) auf und beschränkte sich auf die Hautsekrete seiner Wirte, sank also vom Symphilen wieder zum Synöken herab. *Myrmecophila* dagegen entwickelte sich von einem ursprünglich synechtrischen (von Nestabfällen und ähnlichem lebenden?) Gast zum Synöken. In den ersten Stadien der beginnenden »Duldung« entwickelten sich Leckinstinkt und Leckorgan; der engere Kontakt mit den Ameisen führte sie jedoch zu einem der symphilen Ernährung ebenbürtigen Kommensalismus, ohne dabei jedoch die Instinkterwerbungen der vorigen Periode aufzugeben — wie *Oxysoma* trotz erfolgter Instinktrudimentation die Symphiliecharaktere der vorhergehenden Entwicklungsperiode nicht einbüßte. — Diese Annahme ist natürlich höchst hypothetisch, was darin seinen Ausdruck finden mag, daß die Gegenhypothese als eine ebenfalls beachtenswerte sogleich hinzugefügt wird: Es ist auch vorstellbar, daß die kommensalisitischen Erscheinungen, wenigstens die Neigung zur Myrmekokleptie, schon vorher bestanden, da diese bei andern Synechtren (*Lepismina*, *Atelura*, *Polypoda*) ebenfalls ausgebildet ist; daß der Leckinstinkt sich demnach auch bei *Myrmecophila* erst in späteren Stadien ihres Gastverhältnisses ausgebildet habe. Nach einem Versuche, den ich über 9 Wochen hindurch fortsetzte, hat es den Anschein, daß allerdings die kommensale Ernährung die Hauptrolle spielt: in einer Kolonie von nur 20 Ameisen (*Myrmica laevinodis*) wurden alle 8 Tage zehn Ameisen außerhalb des Nestes gefüttert. Die Ameisen im Nest blieben gänzlich ohne Nahrung. Obgleich jedesmal beim Zurücksetzen der zehn vollkröpfigen Ameisen die hungernden zehn ziemlichen Eifer entwickelten, gefüttert zu werden, tat es ihnen die Grille zuvor. Sie nahm fast ununterbrochen an jeder sich ihr darbietenden Fütterung teil, drängte die Gefütterte beiseite, ließ sich außerdem noch allein füttern, kurz sie entwickelte allein einen Hunger für zehn[1]. Das beweist jedenfalls, daß die Beleckung der 20 Ameisen allein zur Ernährung nicht genügt, daß vielmehr beide Ernährungsweisen zum Leben Bedingung sind. Fütterung isolierter Grillen mit derselben Nahrung, welche die Ameisen erhielten, gelangen zwar, jedoch starben die Grillen nach 3—4 Wochen[1]. Einen wesentlichen Beitrag zu dieser interessanten Frage dürften eingehendere Beobachtungen über die Gewohnheiten der übrigen *Myrmecophila*-Arten liefern. Wheeler (1900) berichtet z. B. nichts darüber, daß *M. nebrascensis* auch nur an den Fütterungen ihrer Wirte teilnähme. Daß aber *M. nebrascensis* nicht ausschließlich von den Hautsekreten derselben lebt, zeigte die Untersuchung des Darmes der mir vorliegenden Exemplare der zum Teil Chitinreste enthielt. Auf welche Weise diese in den Darm gelangt sind, bleibt fraglich. Silvestri (1903), der bei *M. acervorum* die Teilnahme an den Fütterungen einige Male beobachtete, berichtet bei *M. ochracea* von nichts ähnlichem. Er ist vielmehr der Ansicht daß diese Art sich von den Larven nähre, wie aus folgender Beobachtung, die ich absichtlich wörtlich zitiere, hervorgeht:

---

[1] Ein intensives Belecken der Ameise als Ausdruck des Hungergefühls, wie es Escherich (l. c.) bei *Oxysoma* konstatierte, war nicht zu bemerken.

> »Un giorno una *Myrmecophila* (*ochracea*), che era col *Messor barbarus* var. *minor*, afferò con la bocca una larva, se portò via poco lungi e soffermandosi la strinse fortemente tra l'apparato boccale come per succhiarla. Non credendosi sicura stando ferma, si aggirò qua e là con la preda in bocca, fermandosi però di tratto in tratto per ripetere con la bocca l'operazione suddetta e ciò fece per circa due minuti, dopo i quali, giunta di nuovo in vicinanza del mucchio delle altre larve, a riposò al suolo.«

Desgleichen teilt Wasmann (1901) eine — wenn auch nicht ganz sichere — Beobachtung Emerys mit, daß die Grillen (*M. ochracea*) gestorben seien, nachdem der Larvenvorrat der Ameisen erschöpft gewesen wäre. Ohne an der Richtigkeit der Silvestrischen Beobachtung den geringsten Zweifel zu hegen, möchte ich doch einen Einwand gegen ihre Deutung machen. Die Beschreibung der äußeren Vorgänge stimmt nämlich mit einigen der im vorigen Kapitel mitgeteilten Beobachtungen an *M. acervorum* ziemlich überein. Auch ich überraschte Grillen, die eine Larve forttrugen, sie auf den Boden klemmten und daran fraßen, sie wieder forttrugen usf. Diese Larven waren jedoch von den Ameisen zum Besten der hungernden Gesamtheit bestimmte Opfer (vgl. S. 442). Alle diese Larven, welche von den Grillen so behandelt wurden, waren entweder vorher bereits von den Ameisen angefressen worden, oder wurden hinterher, nachdem sie die Grillen — scheinbar intakt — irgendwo hatten liegen lassen, weiter verzehrt oder aufgeteilt. Ein Rauben und Fressen intakter, lebender Larven fand nie statt. Ob Silvestris Beobachtungen also ähnlich zu deuten sind, muß ein Kontrollversuch lehren. Jedenfalls wäre es außerordentlich interessant, zu erfahren, ob die verschiedenen Species außer dem allen gemeinsamen Gattungsleckinstinkt verschiedene oder ebenfalls gemeinsame Arternährungsinstinkte besitzen.

---

[1] Savis (1819) Annahme, daß die Grillen sich in der Gefangenschaft von Vegetabilien ernährt hätten, beruht auf Irrtum.

Auf jeden Fall weicht die Ernährung der Ameisengrillen total von der ihrer Verwandten, die sämtlich Pflanzenfresser sind, ab. Trotz der Mannigfaltigkeit der Nahrungsaufnahme ist sie eine einseitig parasitische: Die Grillen sind auf den Tisch ihrer Wirte, oder richtiger auf diese selbst angewiesen, ohne welche sie nicht zu leben imstande sind. Daher ist auch in der Ernährung, neben dem Schutz, den ihnen das Nest ihrer Wirte gewährt, vor allem der biologische Grund des symbiotischen Verhältnisses der Grillen zu den Ameisen zu erblicken.

IV. Die internationalen[1] Beziehungen von M. acervorum.

In seiner mehrfach zitierten Arbeit »Zur Lebensweise der Ameisengrillen« hat Wasmann Versuche darüber angestellt, wie sich die Grille verschiedenen Ameisen gegenüber verhält, und zwar studierte er das Verhalten einiger in Böhmen bei *F. sanguinea* + *fusca* gefangener Grillen zu folgenden Arten:

Formica sanguinea + *fusca*, a. aus Böhmen,
b. aus Holland,
F. rufibarbis,
Camponotus ligniperda,
Tetramorium caespitum,
Lasius emarginatus.

Diese Versuche waren von Wasmann angestellt worden, um über den Grund des symbiotischen Verhältnisses zwischen der Grille und ihren Wirten Aufschluß zu erhalten. Das Ergebnis war, daß die Grille von *F. sanguinea* (+ *fusca*) und *F. rufibarbis* nach anfänglichen Äußerungen des Mißtrauens und verschiedenen Feindseligkeiten aufgenommen und »vollkommen friedlich geduldet, aber nicht gastlich behandelt« wurde, während sie von *L. emarginatus* und *Camponotus* nach dauernden Feindseligkeiten schließlich getötet wurde. Bei *Tetramorium* wurde der Versuch durch Eingreifen Wasmanns unterbrochen, weil er das gleiche Resultat wie bei *Camponotus* vorauszusehen glaubte. Daraus schließt nun Wasmann folgendes (S. 17):

»(4.) Die friedliche Duldung von *Myrmecophila* bei ihren normalen

---

[1] Der Ausdruck »international« ist ein von Wasmann (1892) geprägter terminus technicus.

Wirten beruht nicht auf ihrer Unerwischbarkeit, d. h. auf der außerordentlichen Gewandtheit und Schnelligkeit ihrer Bewegungen und auf ihrem Sprungvermögen. Denn sowohl größere Ameisen (*C. ligniperda*) als kleinere (*L. emarginatus*) vermochten die noch unversehrten Grillen in kurzer Zeit zu erhaschen und zu töten; in freier Natur hätten diese Grillen nur durch rasche Flucht aus den betreffenden Nestern sich retten können.«

»(5.) Die freundliche oder feindliche Aufnahme von *Myrmecophila* bei den betreffenden Ameisen beruht nur ganz sekundär auf dem ihr anhaftenden ‚Nestgeruch' der Ameisen, aus deren Kolonie sie kommt. Primär beruht ihre Aufnahme vielmehr auf einem erblichen Instinkte jener Ameisenarten, bei denen die *Myrmecophila* gewöhnlich zu leben pflegen.«

Wasmann faßt hier offenbar *F. rufibarbis*, bei der sich die Aufnahme am glattesten vollzog, auch als normalen Wirt der Grille auf, obgleich er diese Ameise weder im »Kritischen Verzeichnis« noch an andrer Stelle als Wirtsameise anführt.

Ich möchte, bevor ich meine eignen Versuchsergebnisse mitteile und eine Diskussion der beiden Sätze versuche, zunächst einen Einwand methodischer Natur machen: Das brüske Hineinsetzen der Grille in ein künstliches Nest ist ein Gewaltakt, wie er in der Natur unmöglich vorkommt und dessen Ausfall sich aus verschiedenen Faktoren zusammensetzt, vor allem der Zahl der Ameisen, welche die Grille verfolgen können, der Größe und Höhe des künstlichen Nestes, der von Temperatur und andern Einflüssen abhängigen »Stimmung« der durch die Aufnahme gestörten Ameisen und anderem. Wenn Wasmann daher das Getötetwerden der Grille durch die Ameisen kurze Zeit nach dem Einbringen ins Nest als ausschlaggebend für das Verhalten der betreffenden Ameisen hinstellt, so mußte dies wenigstens durch Kontrollversuche erhärtet werden. Die Grillen wurden von den *F. sanguinea* anfangs ebenfalls feindlich aufgenommen und waren zum Springen und Fliehen genötigt; ein Zufall konnte also leicht den gleichen Ausgang wie bei *Camponotus* und *L. emarginatus* herbeiführen.

Ich habe nach Möglichkeit versucht, die soeben angedeuteten Fehlerquellen zu vermeiden. Wenn nicht allen der zu den Versuchen verwendeten Ameisenarten gleich viel Aufmerksamkeit gewidmet wurde, so gilt dies vor allem von den Arten, bei welchen die Grille als gewöhnlicher oder häufiger Gast lebt, weil hier von vornherein Übereinstimmungen mit dem in Kap. II geschilderten Verhalten bei *M. rubra* zu erwarten waren. — Es wurden mit folgenden 18 Ameisenarten Versuche angestellt:

Gruppe I

F. sanguinea + *fusca*,
F. rufibarbis v. *fusco-rufibarbis*,
L. niger,
L. alienus,
L. flavus
M. laevinodis
Tetramorium caespitum,

Gruppe II.

F. rufa,
F. truncicola,
Camp. ligniperda,
Tapinoma erraticum,
L. fuliginosus,
L. emarginatus,
Myrmica rubida,
M. scabrinodis,
Leptothorax acervorum,
L. tuberum,
Solenopsis fugax.

Bei den in Gruppe I angeführten Ameisen kommt die Grille häufig oder gelegentlich vor, bei denen der II. Gruppe wurde sie nie[1], bei *Tapinoma* nur in Italien bei Portici und bei Jena gefunden.

1. Gruppe I. Das Verhalten der Grille zu ihren gewöhnlichen oder gelegentlichen Wirten.

1) *F. sanguinea* + *fusca*.

Die Aufnahme verlief, wenn die Grille bei Tageslicht in ein Lubbock-Nest gesetzt wurde, so, wie Wasmann sie schildert: nach anfänglichen Feindseligkeiten scheinbare indifferente Duldung. Glatter vollzog sie sich jedoch, wenn die Grille selbst in das Nest einwandern konnte und die Störung durch Lüften des Deckels, Tageslicht usw. vermieden wurde. Sie wurde dann am Abend in die Abfallskammer eines Janet-Nestes gesetzt und ihr Verhalten bei mäßig hellem Lampenlicht, das die Ameisen nicht störte, beobachtet. In einem Fall wanderte sie bereits nach 10 Minuten von dem Abfallnest durch die zweite (Wohn-) Kammer, die leer stand, ohne Zögern hindurch in die dicht bevölkerte dritte Kammer. Die Ameisen liefen nur langsam umher und beachteten die Grille gar nicht, die ungeniert, jedoch beständig nach ihrer Art ausweichend, zwischen ihnen umherlief und die Beine und das Abdomen der Ameisen benagte. Eine am 30. Mai aufgenommene Grille sah ich jedoch nach einer Woche (6. Juni) noch einen 4 cm langen Sprung machen.

---

[1] Bei *C. ligniperda* und *M. scabrinodis* wurde sie ausnahmsweise von Viehmeyer (s. S. 420) gefunden. Nach den S. 420 und 421 mitgeteilten Ergebnissen schien es mir jedoch richtiger, diese beiden Ameisen in die II. Gruppe zu stellen.

2) *F. rufibarbis* v. *fusco-rufibarbis.*

Die Aufnahmeversuche verliefen ähnlich wie bei *F. sanguinea.* Die Duldung erwies sich nicht als völlig indifferent. Eine am 5. Mai mit dieser Kolonie gefundene Grille wurde am Morgen des 2. Juli tot vorgefunden: eine Antenne fehlte ganz, eine halb, beide Cerci, beide Hinterbeine waren herausgerissen. Die Grille war in der vorhergehenden Nacht $^1/_2$12 Uhr das letzte Mal beobachtet und völlig intakt und munter befunden worden. Der Zustand, in welchem sie gefunden wurde, bewies, daß sie gemißhandelt und schließlich getötet worden war.

3) *Lasius niger.*

14. Juni. — »In ein großes, leeres Lubbock-Nest werden fünf erwachsene Grillen gesetzt und dieses mit dem Fangglas verbunden, in welchem sich eine sehr volkreiche Kolonie von *L. niger* mit Weibchen, Arbeitern, Eiern und Larven befindet. Die Auswanderung ist in etwa 10 Minuten beendet. Die Grillen sind nach 5 Minuten ungefähr völlig zutraulich und belecken einzelne Ameisen. Eine Viertelstunde nach ihrer Aufnahme nehmen sie bereits an den ersten der zahlreich stattfindenden Fütterungen teil.«

15. Juni. — »Eine Grille war mehrere Tage auf feuchter Erde ohne Nahrung isoliert worden und ziemlich ermattet; sie lief langsamer und vermochte nur kleinere Sprünge zu machen. Diese Grille wird vorsichtig zu den fünf andern hinzugesetzt. Es scheint zunächst so, als sei das Verhalten der Ameisen ein andres als bei den gestern aufgenommenen Grillen; es ist jedoch umgekehrt: die Bewegungen der etwas ermatteten Grille sind etwas ungeschickter, langsamer als die der intakten Exemplare und erregen dadurch die Aufmerksamkeit der Ameisen in erhöhtem Maße. Nach mehreren, nur 2—3 cm langen Sprüngen war ihre Kraft erlahmt; eine Ameise hielt sie am Vorderbein fest und zerrte sie fort; nach wenigen Minuten wurde sie getötet.«

19. Juli. — »Eine der fünf am 14. Juni — also vor 5 Wochen — hinzugesetzten Grillen wird von einer Ameise tot durchs Nest geschleppt. Cerci, Hinterbeine und Fühler fehlten. Am Abend vorher war die Grille noch völlig intakt.«

4) *Lasius alienus.*

Obgleich *Myrmecophila* auch bei dieser — etwas selteneren — Ameise zu finden ist, scheiterten alle fünf Aufnahmeversuche, die ich anstellte.

Die beiden ersten Grillen wurden am ersten Tage — 14. Mai — getötet, die dritte fand ich am 22. Mai tot vor. Die vierte wurde am 14. Juni hinzugesetzt. Sie mußte sich in der sehr volkreichen Kolonie immer durch Sprünge retten. Die Ameisen waren, sobald ich den Pappdeckel vom Neste nahm, dermaßen aufgeregt, daß an Beobachtungen nicht zu denken war. Abends $^1/_2$10 Uhr hatte sich die Grille — die den *alienus*-Nestgeruch doch bereits angenommen haben mußte — in den unterirdischen Teil des Nestes gewagt. Nach kurzer Zeit wurde sie bereits, ihrer Fühler und sämtlicher Beine beraubt, aus einem der Zugänge von mehreren Ameisen herausgeschleppt. Da ich glaubte, daß der Volkreichtum der Kolonie an diesen Mißerfolgen schuld sein möchte, entfernte ich über die Hälfte der Ameisen und gab eine »mittlere Form«, von gleicher Größe wie die Ameisen, hinzu. Nach $^3/_4$ Stunde wurde sie von sieben bis acht Arbeitern tot durchs Nest geschleppt. Wäre nicht bereits festgestellt, daß die Grille auch bei *L. alienus* lebt, so könnte man nach dem Ausfall dieser Versuche eher das Gegenteil annehmen. Sie beweisen daher nur, daß die Aufnahme der Grille auch bei ihren Wirten völlig mißlingen kann, wenn die Bedingungen nicht den natürlichen entsprechen.

5) *Lasius flavus.*

Das Verhalten war ein ähnliches wie bei *L. niger.* In drei Fällen wurde die Grille nach längerer oder kürzerer Zeit tot aufgefunden. Es war zu vermuten, daß sie getötet worden sei.

6) *Myrmica laevinodis.*

Da bei dieser Ameise die meisten Beobachtungen gemacht wurden, die eine vollkommen friedliche Duldung vermuten ließen, so wurde auch hier besonders eingehend auf alle Momente geachtet, die gegen eine ausgesprochen indifferente Duldung sprachen.

Zunächst sei bemerkt, daß die Aufnahme, die ich bei dieser Ameise an die 30—40mal beobachtet habe, auch hier einen verschiedenen Verlauf nahm, je nach dem Volkreichtum der Kolonie oder der Größe des Nestes, der Temperatur usw. Wenn die Bedingungen günstig waren, so beruhte das Manöver der Grille immer darauf, daß ihre Gegenwart infolge der geschickten Drehbewegungen überhaupt nicht bemerkt, oder richtiger die Aufmerksamkeit der Ameisen möglichst wenig erregt wurde. Waren die Ameisen durch Lüften des Deckels in Aufregung, so war die Grille häufiger der Verfolgung ausgesetzt, als wenn die Ameisen vom Hineinsetzen des

Gastes gar nichts merkten. Äußerungen des Mißtrauens und drohende feindliche Haltung (Öffnen der Mandibeln bei den ersten Leckversuchen, Schnappen nach der Grille, kurze Verfolgung, die bald eingestellt wird usw.) waren in den meisten Fällen mehr oder weniger auffallend zu beobachten. Im Verlaufe weniger Stunden jedoch schwanden diese Insulte gegen die neuaufgenommene Grille mehr und mehr, und es trat jener Zustand der scheinbar völlig indifferenten Duldung ein, der der Grille sich so dreist zu benehmen gestattet, wie es im Kap. II geschildert wurde. Daß sich die Ameisen etwa an die Grille gewöhnt hätten, und die Aufnahme in Nestern, die bereits *Myrmecophila* lange Zeit enthielten, leichter vonstatten gegangen wäre als in *Myrmecophila*-freien Nestern — wie Wasmann (1892) es z. B. von der Aufnahme von *Lomechusa* bei *Myrmica rubida* berichtet — konnte ich nicht feststellen. Eine Kolonie von *M. ruginodis* aus den Leipziger Auenwäldern, in denen die Grille sicher nicht vorkommt, nahm eine Grille des Rösertales sehr glatt auf, während anderseits die Ameisen einer etwas volkreichen Kolonie des Rösertales, die beim Fang bereits Grillen enthielt, eine weitere *Myrmecophila*, die ich hinzusetzte, sofort fingen und töteten. Der Zustand der indifferenten Duldung kann am besten mit einer Art labilem Gleichgewicht verglichen werden, das eintritt, wenn die Grille den Nestgeruch ihrer neuen Wirte angenommen hat und diese die Erfahrung gemacht haben, daß der Eindringling schwer zu fangen ist und sie deshalb ihre Nachstellungen allmählich einstellen. Solange dieser Zustand besteht, fällt es der Grille leicht, ihren Geschäften nachzugehen, die einerseits den Ameisen Wohlbehagen verursachen (Belecken, zum Teil auch Fütterungen), anderseits dem sozialen Instinkt der Ameisen, der so leicht irre zu führen ist und von dem ganzen Heer der Symphilen ausgebeutet wird, angepaßt sind. Wie leicht jedoch diese Gleichgewichtslage verschoben werden kann, zegen die folgenden Beobachtungen:

17. Juni 1908. — »Die seit dem 24. September 1907 im Nest befindliche Larve gibt seit einigen Tagen deutliche Anzeichen von Mattigkeit von sich. Trotz ihrer geringen Beweglichkeit läuft sie mitten in einen kleinen Trupp Ameisen hinein. Diese werden stutzig und betasten die Grille längere Zeit mit ihren Fühlern, ohne daß diese entweicht. Plötzlich packt sie eine der jüngeren Arbeiterinnen am Bein und schleppt sie durchs Nest.«

15. Juli 1908. — »Zu meinem Erstaunen läuft die eine der drei (am 5. Mai mit dieser Kolonie gefundenen) Grillen mit einem Ei umher, das mit dem einen Pol an der Unterseite der Legescheide anzukleben

oder festzuhängen scheint. Ihre Bewegungen sind durch das große[1], immer über den Boden geschleifte Ei so gehemmt, daß sie einen höchst komischen, ungeschickten Eindruck macht. Als sie dabei in das Gedränge der Ameisen kommt, macht sie plötzlich einen 3—4 cm langen Sprung, was sonst nur bei der Aufnahme vorkommt. In demselben Augenblick rennen einige der angerempelten Ameisen hinter ihr her. Sie läuft davon, ab und zu stehen bleibend und verzweifelte Anstrengungen machend, das große Ei — eine Fehlgeburt? — los zu werden. Plötzlich wird sie dabei überrascht und ist von zehn bis zwölf Ameisen umringt, die sich heftig in sie einbeißen, sie an allen sechs Beinen, den Cerci und sogar der Legescheide zerren. Die Grille macht ein paar vergebliche Anstrengungen, sich loszureißen, wobei sie beide Cerci einbüßt, es gelingt aber nicht. Nach und nach lassen die Ameisen ab, bis auf eine, die die sehr ermattete, leise die Ameise mit ihren Fühlern beschwichtigende Grille 10 Minuten lang regungslos am Bein festhält.«

31. Oktober 1908 — »Eine Grille läßt sich von einer Ameise füttern (Jugendform, Stadium II). Eine zweite Ameise kommt hinzu, betastet die Grille, die sich wegen ihrer Kleinheit senkrecht auf den Hinterbeinen erhoben hat, eingehend, öffnet langsam die Mandibeln und schnappt nach ihr, natürlich als diese schon davon ist. Sie verfolgt sie jedoch, im Kreise umherrennend. Die kleine Grille hat jedoch die Fütterung wieder aufgenommen. Wieder kommt die Ameise und schnappt und verfolgt die Grille; dann läßt sie sich selbst von derselben Ameise füttern. Allein die freche Grille läßt sich auch hierdurch nicht beirren, sie nimmt an der Fütterung teil und versucht sogar die Gefütterte beiseite zu drängeln. Diese schnappt jedoch nochmals nach ihr und verfolgt sie zum dritten Male.«

Diese drei Beobachtungen — zu denen sich leicht noch mehrere hinzufügen ließen — zeigen ziemlich deutlich, daß die Indifferenz der Duldung nichts Eingewurzeltes ist, sondern leicht einmal ins Gegenteil umschlagen kann, wenn die auf die Ameisen einwirkenden Bewegungs- oder Geruchsreize der Grille irgendwie von der Norm abweichen.

7) *Tetramorium caespitum.*

Die Aufnahme mißlang in einer volkreichen Kolonie völlig, obgleich die Grille (erwachsene Form) sowohl die Ameisen als Larven flüchtig beleckte und einmal sogar die Mundöffnung einer Ameise zu erreichen suchte. Nachdem jedoch ihre Zahl beträchtlich dezimiert war, gelang die Aufnahme. Die Ameisen bauten leider ganz mit Erde zu, so daß ich wenig Beobachtungen machen konnte. Sonderbar war jedoch, daß die Grille sich fast immer, wenn ich aufdeckte, auf dem Erdbau, also nicht bei den Ameisen, aufhielt; auch lecken sah ich sie nicht. Sie lebte jedoch vom 14. Mai bis 15. Juli. Zuletzt wurde eine kleine mittlere Form (Stad. III) zu einer *Tetramorium*-Kolonie gesetzt, die sich in einem Lubbock-Nest ohne Erde, jedoch mit Gipsboden, befand. Bereits nach 7 Minuten begann die Grille — trotz feindlichen Verhaltens der Ameisen — diese zu belecken. Teilnahme an den Fütterungen konnte ich auch bei dieser mittleren Form nicht wahrnehmen, jedoch war nach dem völlig zutraulichen übrigen Verhalten der Grille zu vermuten, daß sie stattgefunden haben. Bezweifeln möchte ich es jedoch für die Imago, deren Größe in ungünstigerem Verhältnis zu der der kleinen *Tetramorium* stand.

---

[1] s. Kap. V. S. 475.

2. Gruppe II. Das Verhalten der Grille zu fremden Ameisen.

1) *Formica rufa.*

Die Aufnahme der Grille gelang ohne Schwierigkeiten, wenn die Ameisen nicht durch Belichtung usw. allzu sehr in Aufregung gebracht wurden. In der Mehrzahl der Fälle begann die Grille nach wenigen Minuten schon die Ameisen zu belecken, wobei sie mehrere Male sogar mit den Vorderbeinen sich auf den Thorax derselben stützte, den Kopf leise mit einer Antenne befühlte, ohne dabei »erkannt« zu werden. Die anfänglichen Feindseligkeiten der Ameisen äußerten sich meist in einem schreckhaften Zusammenzucken bei Berührungen, Annehmen einer drohenden Haltung und sprungartiger kurzer Verfolgung. Ich war im Anfang geneigt, das Verhalten der Grille hier als ein wesentlich vorsichtigeres, zurückhaltenderes aufzufassen; es lag dies jedoch daran, daß die Ameisen, wenn das Hauptnest des benutzten Wasmann-Nestes beitage belichtet wurde, zu sehr gestört waren. Bei Lampenlicht kam ihr Benehmen dem gegenüber ihren eigentlichen Wirten ziemlich nahe. Sie trieb sich unbehelligt unter den ruhig dasitzenden, mit ihren Larven beschäftigten Ameisen umher und beleckte sie am Thorax, an den Beinen und am Abdomen. Am deutlichsten dürfte ihr Verhalten aus folgender Notiz hervorgehen:

18. Juni 1908. — »Eine Ameise hält ein Stückchen Fleisch zwischen den Mandibeln; eine andre kommt hinzu; beide beißen abwechselnd kleine Stückchen ab. Die Grille sitzt, sich selbst putzend, in der Nähe. Plötzlich läuft sie schnurstracks auf die beiden Ameisen zu, richtet sich

etwas auf und beißt sich ein Stückchen heraus, um es etwas abseits zu verzehren. Dann kehrt sie zurück und beleckt eine der beiden Ameisen, am Abdomen beginnend und sich langsam dem Kopfe nähernd. Wieder versucht sie das Fleischstückchen zu erreichen, aber diesmal hängt der Brotkorb zu hoch, obgleich sie sich aufrichtet. Eine dritte Ameise beginnt ebenfalls mit zu fressen. Diese wird beleckt, dann ein erneuter Versuch gemacht. Sie schiebt sich nämlich als vierte dazwischen und beißt oder leckt an dem Beutestückchen mehrere Sekunden lang mit herum, dabei den Kopf der ihr zunächst sitzenden Ameisen mit weichen langsamen Fühlerschlägen streichelnd, wobei der rechte, da ihm die Hälfte fehlt, wirkungslos bleibt. Sie läuft, als eine Ameise vorbeiläuft, davon, kehrt jedoch zurück. Wieder hängt der Brotkorb höher. Diesmal schiebt sich die Grille jedoch ganz unter die Köpfe der Ameisen, richtet sich senkrecht auf und nimmt so, fast verdeckt von den drei Ameisen, mehrere Sekunden an der Mahlzeit teil.«

2) *Formica truncicola.*

Bei dieser wildesten unsrer deutschen *Formica*-Arten der *rufa*-Gruppe war es erst recht unmöglich, bei hellem Tageslicht befriedigende Beobachtungen zu machen. Jedoch auch bei Lampenlicht zeigten sie sich zuweilen heftiger, reizbarer als *F. rufa.* Die Aufnahme mißlang einige Male, jedoch gelang sie in andern Fällen; d. h. die Grillen lebten mehrere Wochen mit den Ameisen zusammen. Das Verhalten der Ameisen, während sie von der Grille beleckt wurden, war nicht bei allen dasselbe. Die einen lagen minutenlang still, wie es in Kap. II für *M. rubra* geschildert wurde, die andern befühlten prüfend dabei den Kopf der Grille und fuhren plötzlich — als ob sie mit einem Male die Täuschung gewahr geworden wären — herum, oder öffneten, wenn sie in die Nähe kamen, drohend ihre Mandibeln. Obgleich ich gerade auf die Fütterungen besonders achtete, gelang es mir nie, die Grille an einer derselben, auch wenn sie in ihrer unmittelbarsten Nähe stattfand, teilnehmen zu sehen. *F. truncicola* ist etwas größer und robuster als die im Verhältnis zur Grille schon beträchtlich große *F. rufa.* Ein Erreichen der Mundteile zweier sich steil aufrichtender *truncicola* wäre der Grille unmöglich gewesen. Während es bei ihren eigentlichen Wirten nie oder nur äußerst selten vorkam, daß die Grillen an der den Ameisen vorgelegten Nahrung naschten, sondern stets auf indirektem Wege (durch Teilnahme an den Fütterungen oder selbständigen Fütterungen) ihren Hunger stillten, drängte sich hier die Grille selbst zu einem Stückchen befeuchteten Zucker und beleckte ihn, dabei jedoch ungeniert über die Rücken und Köpfe der fressenden Ameisen kletternd.

3) *Camponotus ligniperda*[1].

Hier ist das Größenverhältnis zwischen Wirt und Gast ein noch ungünstigeres als bei *F. truncicola*. WASMANNS Aufnahmeversuch bei *C. ligniperda* scheiterte, allein hätte er die — wie er selbst bemerkt — sehr starke Kolonie etwas dezimiert, so würde ein zweiter Versuch wahrscheinlich gelungen sein. Eine meiner Grillen lebte mit einer mäßig starken Kolonie 19 Wochen zusammen, zuletzt besaß sie sogar nur noch ein Sprungbein und hatte sichtlich von ihrer Beweglichkeit eingebüßt. Entsprechend der Höhe ihrer Riesenwirte beschränkte sich die Grille meist darauf, ab und zu die Beine derselben abzuscheuern, was diese ruhig geschehen ließen. Teilnahme an Fütterungen waren ausgeschlossen und fanden auch nicht statt.

4) *Tapinoma erraticum.*

Obgleich ich selbst zwei bei dieser Ameise gefangene Exemplare erhalten habe (Jena, TORNIER!), so muß ich doch konstatieren, daß der Kontakt zwischen Wirt und Gast nicht so eng war, wie bei *M. rubra* und *L. niger*. *Tapinoma* ist nicht nur beträchtlich kleiner, sondern auch viel flinker, unruhiger als jene. Damit mochte es zusammenhängen, daß ein Belecken der Ameisen weit seltener stattfand, vor allem seitens der Imago, die ich auch nie an einer Fütterung teilnehmen sah. Die jüngeren Stadien dagegen zeigten deutlich, daß sie die Teilnahme an den Fütterungen selbständigem Fressen vorzogen.

5) *Lasius fuliginosus.*

Bei der Schwierigkeit, diese Ameise einige Zeit im künstlichen Nest zu erhalten, gelang es mir nicht, ausreichende Beobachtungen anzustellen. Die Aufnahme glückte auch hier, wenn auch die Verfolgungen nach den ersten schüchternen Leckversuchen der Grille etwas heftiger zu sein schienen. Als sie z. B. am Tage nach der Aufnahme eine Ameise am Kopf zu putzen versuchte, schnappte diese nach ihr und nahm eine wütende Verfolgung auf. Teilnahme an den Fütterungen konnte ich nicht feststellen, jedoch sah ich einmal die Grille schnurstracks auf die Mundöffnung einer ruhig dasitzenden Ameise zulaufen, sich etwas aufrichten und deren Mundteile 3 Sekunden lang anhaltend belecken.

---

[1] s. Fußnote S. 451.

Eine Verfolgung durch die Ameise unterblieb, so daß anzunehmen ist, daß es sich um eine Fütterung aus überfülltem Kropf handelte, die den betreffenden Ameisen besonders willkommen ist und daher von den Grillen mit Erfolg ausgenützt wird.

6) *Lasius emarginatus.*

Obgleich schon die erste Aufnahme gelang, dauerte es doch einige Zeit, bis die anfangs außerordentlich scheuen und erregbaren *emarginatus* sich an das künstliche Nest gewöhnt hatten. Infolgedessen war die Grille in dieser Zeit ziemlich vorsichtig und hielt sich meist abseits. Als sie einmal eine soeben vom Zucker kommende Ameise an den Mundteilen zu belecken versuchte, schoß diese in wütenden Zirkeln umher. Die erste Grille lebte nur 4 Tage. Die später hinzugesetzten jedoch lebten, bis die Ameisen allmählich starben; sie trieben sich, wie wenn sie bei ihren normalen Wirten wären, beständig leckend unter den Ameisen umher. In einem Fall wurde beobachtet, daß die Grille einer Ameise einen Teil der eben erbeuteten Nahrung aus den Mandibeln zerrte, in einem andern, daß sie sich von einer Ameise, die kurz vorher — nach längerem Hungern — gefressen hatte, selbständig füttern ließ, jedoch ohne Aufforderung mit den Vorderbeinen; die Ameise ließ es ruhig geschehen.

7) *Myrmica rubida.*

Das Verhalten zu *M. rubida* ist besonders deshalb interessant, weil diese Ameise keine eigentlichen — ihr allein zukommenden — Gäste besitzt. Schon WASMANN (1892) war bei seinen Versuchen mit *Lomechusa* und *Atemeles* aufgefallen, daß diese beiden Gäste nach einigen Feindseligkeiten Aufnahme erlangten, *Atemeles* sogar gefüttert wurde. Die Aufnahme der Grille gelang außerordentlich leicht. Ihrem friedlichen, zu wilden Verfolgungen nicht aufgelegten Charakter entsprechend, ließen sie diese von Anfang an fast unbehelligt, so daß sie sich schließlich ebenso dreist, ja zuweilen sogar noch zutraulicher benahm wie bei der beträchtlich kleineren *M. rubra.* Bei den Fütterungen drängelte sie die Gefütterten beiseite, um sich allein weiter bewirten zu lassen, sie beleckte die Larven und beraubte sie ihrer Nahrung, ja sie forderte auch, genau wie bei *M. rubra*, zur selbständigen Fütterung wie *Atemeles* auf:

»... Die Ameise legt sich dabei etwas auf die Seite und öffnet, wie bei der Fütterung einer Ameise, weit ihre Mandibeln. Die Grille steht mit dem rechten Mittelbein auf einem Bein der Ameise; mit beiden Vorderbeinen streichelt oder beklopft sie leise die Seiten ihres Kopfes; mit dem Kopf bohrt sie sich förmlich in die Mundöffnung der Ameise hinein, eifrig das hervorquellende Tröpfchen aufleckend; die Palpen trillern lebhaft auf dem Labrum der Ameise. Diese scheint es allmählich satt zu bekommen, sie wehrt die Grille mit den Vorderbeinen ab und biegt den Kopf zurück, was die Grille nur noch ungestümer in ihrer Aufforderung macht.«

Diese Beobachtung zeigt am besten, wie völlig ähnlich dem Verhältnis zu ihren eigentlichen Wirten der Aufenthalt bei Ameisen, die nie eine Grille beherbergt haben und überhaupt keine specifischen Gäste besitzen, sein kann, wenn diese im »Temperament« ihren Wirten biologisch verwandt sind.

8) *Myrmica scrabrinodis*[1].

Von den vier ersten, nacheinander zu dieser Kolonie gesetzten Grillen lebte nur eine länger (vom 13. Juni 1908 bis 9. Juli 1908), die andern drei fielen nach Stunden oder Tagen den Nachstellungen der Ameisen zum Opfer. *M. scrabrinodis* zeigte sich außerordentlich aggressiv, obgleich ihre Bewegungen ähnlich ruhig wie die von *M. laevinodis, ruginodis* und *rubida* sind. Die kleinen Feindseligkeiten, die bei *M. laevinodis,* je nachdem die Grille eingewöhnt war, nur sehr selten und nur ausnahmsweise zur Beobachtung gelangten — bei *M. rubida* war später nicht eine einzige feindliche Regung zu konstatieren —, waren bei *M. scrabrinodis* entschieden häufiger. 14 Tage nach der Aufnahme wurde die Grille in manchen Fällen bei bloßen Leckversuchen verfolgt, um so heftiger, wenn die dreiste Grille wie eine Fliege trotz aller Abwehr sich mehrere Male nacheinander an dieselbe Ameise herandrängte. Oft war zu beobachten, daß die Grille vergeblich versuchte, an die Mundteile ihrer Wirte zu gelangen. Einige genau notierte Beobachtungen über die Teilnahme an Fütterungen und ein Fall einer selbständigen Fütterung, bei welchen sie einer eben mit der Aufforderung beginnenden Ameise zuvor kam, beweisen, daß es der Grille auch bei *M. scrabrinodis* gelang, sich Duldung und Gast-»Freundschaft« zu erzwingen.

9) *Leptothorax acervorum* und
10) *L. tuberum.*

Infolge des allerdings nicht bedeutenden Größenunterschiedes zeigten diese beiden Arten ein verschiedenes Verhalten, oder richtiger die Grillen den Ameisen gegenüber. Während *L. acervorum* häufig beleckt und wie *M. laevinodis* zu Fütterungen veranlaßt wurde — jedoch ohne Zuhilfenahme der Vorderbeine —, verhielt sich die Grille den kleinen *L. tuberum* gegenüber völlig indifferent. Sie wich ihnen aus, das war alles, was zu beobachten war. Bei *L. acervorum* war namentlich zu beobachten, wie sich die Grille nach besonders reichlichen Mahlzeiten der Opfer erbarmte, die zuviel des Guten getan hatten. Hilflos stand die Ameise da, öffnete die Mandibeln und ließ einen glänzenden Tropfen dazwischen treten, den die Grille schon auf Entfernung witterte und begierig aufleckte.

---

[1] s. Fußnote S. 451.

11) *Solenopsis fugax.*

Infolge ihrer Kleinheit wurde sie nicht einmal von den Larven der Grillen beleckt; diese hielten sich abseits des Ameisengewühles, bis sie schließlich doch von den winzigen Feinden erwischt und getötet wurden.

3. Zusammenfassung. Über die psychischen Grundlagen des Gastverhältnisses.

Nach den Wasmannschen Versuchen wäre ein bedeutender Unterschied zwischen dem Verhalten der Ameisen in Gruppe I und denen der Gruppe II zu erwarten gewesen. Jedoch zeigt sich einerseits bei den eigentlichen Wirten der Grille (I), daß es zu einer vollkommen indifferenten Duldung nicht kommt, sondern daß selbst seit Wochen im Nest lebende Grillen noch von ihren Wirten angegriffen werden, sobald sie von ihrer Beweglichkeit eingebüßt haben, oder irgend eine Unvorsichtigkeit oder etwas ähnliches die Ameisen besonders reizt; anderseits bewiesen einzelne Beobachtungen aus der zweiten Gruppe, daß die Grille von Ameisen, welche überhaupt keine specifischen Gäste beherbergen (*M. rubida* und *L. acervorum*) regelrecht gefüttert wird. Soweit in dieser Gruppe graduelle Unterschiede zu bemerken sind, hängen sie mit der Größe der Ameisen (*C. ligniperda*, *F. truncicola*), ihrer Reizbarkeit (*M. scrabrinodis*) oder ähnlichem zusammen.

Wasmann (1901) ist nun der Ansicht, daß die »freundliche« oder »feindliche« Aufnahme von *Myrmecophila* bei den betreffenden Ameisen nur ganz sekundär auf dem ihr anhaftenden »Nestgeruch der Ameisen, aus deren Kolonie sie kommt«, beruhe; weshalb er zur Erklärung der von ihm beobachteten Erscheinungen einen »erblichen Instinkt« heranzieht, der den eigentlichen Wirten eigen und dem die Duldung der Grille bei diesen Ameisen zuzuschreiben sein soll, d. h. mit andern

Worten: den Wirtsameisen der Grille wohne ein specifischer *Myrmecophila*-Instinkt inne. Da Wasmann (Inst. u. Intell. i. Tierreich, 1905) ausdrücklich die instinktiven Tätigkeiten in Gegensatz zu den Reflexbewegungen stellt, die ersteren sogar unter die »willkürlichen Tätigkeiten« rechnet, so ist man völlig im unklaren, wie groß an diesem symbiotischen Verhältnis zwischen Ameise und Grille der Anteil des Gastes ist.

Die Annahme eines specifischen Grilleninstinktes wird eigentlich schon durch die Tatsache widerlegt, daß die Grille sich auch bei Ameisen, denen sie völlig fremd war, gastliche Behandlung erzwang. Allein selbst wenn sämtliche Aufnahmeversuche bei denjenigen Ameisen, bei welchen die Grille sicher nicht lebt, gescheitert wären, so liegt es doch näher, den Grund zu diesen Erscheinungen zunächst im Gaste zu suchen, der wohl seinen eigentlichen Wirten, nicht aber diesen fremden Ameisen angepaßt ist — oder doch nur unvollkommen —, mit denen ihn zwar ein Zoologe, nie aber er sich selbst in Berührung bringt. Es ist nicht vorstellbar, wie ein solcher Instinkt entstanden sein und wie er sich entwickelt haben soll. Wasmann (1897) spricht zwar im Gegensatz zu Weismann von der Annahme »einer zweckmäßigen Wechselwirkung« zwischen Organismus (des Gastes) und seiner Umgebung, aus der allein zweckmäßige Variationen der Instinkte zu erklären seien, an keiner Stelle jedoch spricht er von einer engraphierenden Wirkung (im Sinne Semons), welche speziell die Gäste auf das Gehirn ihrer Wirte ausüben müßten, um einen auf den jeweiligen Gast gerichteten Instinkt entstehen zu lassen. Da Wasmann (l. c.) zudem noch für die Entwicklung seines (hypothetischen) Symphilieinstinktes jeden Anteil der Personal- sowie Germinalselektion ausschließt, so bleibt tatsächlich nur anzunehmen übrig, daß sowohl Symphilieinstinkt wie, in unserm Falle, »*Myrmecophila*-Instinkt« den betreffenden Ameisen von ihren Gästen oktroyiert worden seien. Escherich (1902) hat überzeugend begründet, daß überhaupt ein spezialisierter, auf die Pflege der Gäste (Symphilen) gerichteter Instinkt nirgends festzustellen ist, und daß die Ursache zu allen scheinbar instinktiv der ganz bestimmten Gastart erwiesenen Pflegehandlungen einzig und allein im Gaste und seiner specifischen Anpassung an eine ganz bestimmte Ameisenart liege. Das Wesen dieser Anpassung besteht darin, daß der (symphile) Gast imstande ist, diejenigen Reize auf seinen Wirt auszuüben, die ihm nicht nur Duldung im Nest, sondern gastliche Pflege verschaffen. Hätte auch auf seiten der Wirte eine — durch etwaige Wandlung des Brutpflegeinstinktes — Anpassung stattgefunden, so müßte den Gästen ein ähnlich selektierender Einfluß zugeschoben werden, wie ihn die Wirte den Gästen gegenüber ausüben. Die Schädlichkeit eines solchen Instinktes ist noch kein Beweis gegen die Möglichkeit seiner Züchtung. Allein die Annahme, daß sich die symphilen Parasiten dem Brutpflegeinstinkt angepaßt haben, ist völlig ausreichend zur Erklärung aller Erscheinungen. Infolgedessen genügt es bei einem Synöken wie *Myrmecophila*, erst recht, alle scheinbar freundschaftlichen Handlungen der Ameisen aus Anpassungen des Gastes an bereits vorhandene Instinkte des Wirtes zu erklären. Ist schon bei Symphilen ein — prinzipiell nicht ausgeschlossener — selektierender Einfluß der Gäste nicht nachweisbar, so hier erst recht nicht. Selbst wenn man sich vorstellte, daß in einer Kolonie ein Teil der Arbeiter infolge einer plötzlich auftauchenden Keimesvariation grillenfreundlicher, ein andrer grillenfeindlicher gesinnt sei, so wären diese doch weder imstande, die für sie unnützlichen feindlichen Elemente zu beseitigen, noch würde es ihnen — wenn sie dazu imstande wären — etwas nützen, da diese Eigenschaften in erster Linie den Arbeitern zukommen, d. h. nicht vererbbar sind. Beruhen die Instinkte tatsächlich auf materiellen Hirnmechanismen, wie auch Wasmann (Inst. u. Int., S. 34) zugibt, so muß man mit Weismann (1883, 1904) auch annehmen, daß sie auch mit der Erhaltung der Art in irgendwelchem Zusammenhang stehen (oder gestanden haben, Instinktrudimente), sonst wäre ihre Erwerbung ein völlig unerklärlicher Luxus. Wasmann, der zur Entwicklung des reinen Symphilieinstinktes jeden Einfluß sowohl der Personal- wie der Germinalselektion ausschließt, bliebe daher auch bei *Myrmecophila* nur übrig anzunehmen, daß hier ein Instinkt ohne jeden Nutzen für die Ameisen plötzlich auftauche, sich vererbe und zum alleinigen Vorteil des Parasiten weiter entwickle. — Wasmann führt als weiteren Beweis noch an, daß seine *F. rufibarbis*, die eine Grille bereits 4 Wochen vollkommen friedlich duldeten, ein *Epiblemum scenicum* (Sprungspinne) in wenigen Sekunden fingen und töteten, ebenso eine fremde *sanguinea*. Diese Versuche beweisen doch nur, daß der Sprungmechanismus einer Hüpfspinne absolut nicht dem Treiben einer *rufibarbis*-Kolonie, sondern der Jagd nach kleinen Insekten allein angepaßt ist, ebenso daß eine *sanguinea*-☿ nicht in ein *rufibarbis*-Nest gehört, weiter nichts.

Bei weitem einfacher und einleuchtender dürfte es sein, wenn man den Grund zu dem merkwürdigen symbiotischen Verhältnis zwischen Ameisen und Grillen allein in dem Anpassungskomplex der letzteren sucht. Dieser läßt sich etwa mit einem

Zahnrad vergleichen, das, Zahn führ Zahn in das Triebrad des Ameisenmechanismus passend, von diesem seine Kraft bezieht. Wie sich die Symphilen den Brutpflegeinstinkt ihrer Wirte zunutze machten, so *Myrmecophila* ihren Putzinstinkt und sozialen Fütterungsinstinkt. Den vorteilhaften Keimesvariationen kam eine außerordentlich kräftige Selektion von seiten der die schlechtest angepaßten Grillen unaufhörlich auslesenden Ameisen entgegen. So bildeten sich im Laufe der Entwicklung bei der Grille zunächst die Bewegungsmechanismen, die ihr ein rasches Entweichen und unbemerktes Umherlaufen unter ihren Wirten, schließlich auch diese zu belecken ermöglichten. Dann wurden allmählich Bewegungsmechanismen herangebildet und -gezüchtet, die die Teilnahme an den Fütterungen der Ameisen ermöglichten, und schließlich entstand jener ausgesprochene mimetische Reizkomplex, der die Ameisen zur selbständigen Fütterung zwang[1]. Daß alle diese Anpassungen sich allein auf seiten der Grillen befinden, geht am besten daraus hervor, daß diese Reizmechanismen auch da prompt wirken, wo ähnliche Bedingungen wie in ihrer eigentlichen Wirkungssphäre herrschen (Gruppe II), ferner daraus, daß sie selbst im Nest der häufigst frequentierten Wirte zuweilen versagen.

Mit dieser Deutung ist nicht ausgesprochen, daß die Ameise lediglich als Reflexmaschine auf eine bestimmte Anzahl Reize der Grillen reagierte, sondern die Plasticität des Ameisengehirnes macht sich auch hier geltend, wenn man berücksichtigt, daß die allmählich erlangte Scheinduldung der Grillen auf einer gewissen Gewöhnung an diese Gäste und ihr Gebahren beruht, und daß die zuweilen zu beobachtenden plötzlich wieder erwachten Feindseligkeiten der Ameisen ebenfalls Stimmungsumschlägen entspringen — wie die öfteren Insulte gegen *Dinarda* (nach Escherich, »die Ameise« 1906). Wheeler (1900) hatte bereits treffend auf die der Ameisenfortbewegung konträre Bewegungsweise der Grille hingewiesen und hierin den Schlüssel zum symbiotischen Verhältnis zwischen Grille und Ameise erblickt (interdigitating modes of progression). Allein diese Erklärung bedarf einer Ergänzung, die den übrigen Erscheinungen gerecht wird. Es ließe sich dann vielleicht folgende Definition formulieren:

»Der Grund zu dem symbiotischen Verhältnis zwischen Grille und Ameise liegt einerseits in der auf rasches Entweichen und unauffälligen Aufenthalt im Nest zielenden, der Bewegungsweise der Ameisen konträren Fortbewegungsart der Grille (bedingt durch Körpergestalt, Sprungvermögen, rasche Drehungen usw.). Anderseits ist er gerade in einer an den Putzinstinkt (Reinigungsinstinkt) und sozialen Fütterungsinstinkt angepaßten Mimikry der Ameisenbewegung zu suchen (Nachahmung der Lecktätigkeit, Mimikry der Fühlerbewegung, der Aufforderung zur Fütterung usw.).«

---

[1] Über die Entwicklung des Gastverhältnisses s. auch Kap. III.

V. Fortpflanzung und Entwicklung.

Wenn man die Literatur über *M. acervorum* und *ochracea* durchblättert, so gewahrt man, wie überall die Frage nach der Vermehrung dieser beiden so interessanten Insekten auftaucht und wie sie, ohne daß eine Lösung versucht worden wäre, still beiseite geschoben wird, wenn man nicht überhaupt vorgezogen hat, ihr ganz aus dem Wege zu gehen. Panzer (1799) und Savi (1819) machen keine Angaben über die Geschlechter, bilden jedoch Weibchen ab. Ebensowenig äußert sich Cuvier (Règne animal) über das Geschlecht. Wenn Wheeler (1900) die Bemerkung macht, Cuvier bilde ein ♂ ab, so hätte sie nur dann Berechtigung, wenn unter der Abbildung das Geschlecht bezeichnet wäre. Das ist nicht der Fall. Das zwischen den Cerci hervorragende Gebilde kann man ebensowohl für die Legescheide eines noch nicht erwachsenen Weibchens als für die Lamina supraanalis eines Männchens halten. Fischer de Freib. (Orth. europ.) schreibt bez. *M. acervorum*, daß Märkel, der in seinen Arbeiten über Myrmekophilen keine Angaben über die Geschlechter gemacht hatte, ihm auf sein Befragen mitgeteilt habe, sämtliche Exemplare seiner Sammlung seien Weibchen, ebenso daß auch andre Sammlungen, die er daraufhin untersucht habe, keine Männchen enthielten; er sucht sich diese Erscheinung mit der Annahme zu erklären, daß die Männchen vielleicht gewandter entwichen als die Weibchen (hujus speciei mascula, quae fortasse velocius, quam feminae, elabuntur). Über das ♂ von *M. ochracea* jedoch macht Fischer exakte Angaben, die sich auf die Mitteilung des Sammlers (Zeller) stützen. Er sagt nämlich: »antennis et capite in ♂ pilis longiusculis confertissimis, in ♀ pilis brevissimis ornatis;« ferner ». . . superficie paullo magis nitida, parce pilosa (et? antennis ♂ longe ciliatis)«, wozu er die Bemerkung macht: »quum mares speciei antecedenti non vidissem, nescio, annon illorum quoque antennae longius, quam in feminis, ciliatae sint.«

Saussure (Mél. orth. 1877) begnügt sich, bei *M. ochracea* diese Beschreibung des Männchens ohne nähere Bemerkungen zu notieren, während er über das Männchen von *M. acervorum* einige Angaben macht, die kaum dazu dienen konnten, den Schleier etwas zu lüften, sondern die Sache nur noch rätselhafter machten: »Les *Myrmecophilus*, bien qu'abondants dans les collections, n'y sont généralement représentés que par des femelles. Nous en ignorons la cause. Je trouve cependant dans mes notes la mention d'un mâle, ayant la même forme que les femelles et dépourvu d'appendice en forme d'oviscapte. Cet individu ayant été détruit, je n'ai pu vérifier l'observation.« (!) Trotzdem unterscheidet er in der Diagnose: »lamina supraanali ♀ transverso-trigonali ♂ transversa, apice subtrimammillata«; und bemerkt, daß in Algerien beide Geschlechter von Herrn J. Demole gefunden worden seien. Brunner v. Wattenwyl (1882 und 1876) sagt, daß die ♂♂ sowohl von *acervorum* als *ochracea* unbekannt seien und setzt bei *ochracea* hinzu, daß ihm von dieser Art ein reiches Material zur Verfügung gestanden habe, ohne daß er bei einem einzigen Exemplar die von Fischer angegebenen Merkmale habe erkennen können. — Diese Angabe Brunners wird von Novak (1888) auf Grund seiner Beobachtungen in Dalmatien bestätigt.

Erst bei Wasmann (1901) tauchte wieder eine Bemerkung über die Männchen, und zwar von *acervorum* auf, indem er angab, daß er in einer Kolonie von *F. sanguinea-fusca* 17 ♀♀ und 1 ♂ der Grille gefunden hätte, eine Bemerkung, die auch in den neueren Bestimmungswerken (Tümpel usw.) Aufnahme fand. — Silvestris schon mehrfach erwähnte Arbeit über *M. ochracea* berührt leider diese so interessante Frage gar nicht. Herr Prof. Emery, der seinerzeit bei Neapel *M. ochracea* beobachtet hatte, war so liebenswürdig, mir mitzuteilen, daß er glaube damals beide Geschlechter angetroffen zu haben, jedoch sei er dessen nicht ganz sicher.

Gegenüber diesen einander widersprechenden Angaben ist die Kenntnis über die Männchen der nicht paläarktischen *Myrmecophila*-Spezies bedeutend sicherer. Von *M. pergandei* erwähnt bereits Bruner (1884), daß es ♀♀ und ♂♂ gäbe. Das mir von Herrn Prof. Wasmann zur Verfügung gestellte Material von 21 Individuen enthielt in der Tat 5 ♂♂. Von den vier übrigen Arten des nordamerikanischen Kontinents notiert Scudder (1899) für *M. formicarum* 1 ♂, 3 ♀♀; *M. oregonensis* 9 ♂♂, 8 ♀♀; *M. nebrascensis* 4 ♂♂, 7 ♀♀; *M. nehawkae* 2 ♂♂, 3 ♀♀; — woraus ersichtlich ist, daß sämtliche fünf Spezies Männchen besitzen. Die geringere Zahl der männlichen Exemplare (21 ♀♀ : 16 ♂♂) könnte man für eine Zufälligkeit halten, allein Wheeler, den die Fortpflanzungsfrage im Hinblick auf die rätselhaften Notizen über die beiden Grillenarten der alten Welt besonders interessierte, zählte die geschlechtsreifen Individuen seiner Fänge von *M. nebrascensis* bei Austin (Texas) und stellte dabei fest, daß das Verhältnis der ♂♂ zu den ♀♀ ungefähr gleich 1 : 7 oder 1 : 8 war (Wheeler 1900). Diese Tatsache war äußerst interessant und ließ jedenfalls die Fortpflanzungsfrage überhaupt in einem neuen Licht erscheinen.

Von den übrigen noch bekannten Arten war leider nur über *M. americana* Sauss. (*prenolepidis* Wasm.) Genaueres zu erfahren; über die übrigen vier indischen Formen existieren noch keine näheren Angaben. Die beiden Typen von *M. dubia* und *M. australis* im Berliner Museum sind beide Weibchen.

Das von Assmuth gesammelte Material von *M. americana*, das mir Herr Prof. Wasmann durchzusehen erlaubte, enthielt 97 erwachsene Individuen. Davon waren 39 ♂♂, 58 ♀♀. Daraus ergibt sich, daß die Männchen etwas in der Minderzahl sind, auf 100 Männchen kommen etwa 145—150 Weibchen. Assmuth teilt nichts darüber mit, daß die Männchen sich durch ihre Bewegungsweise oder ähnliches von den Weibchen unterscheiden, ebensowenig Wheeler, so daß man allgemein sagen kann, daß bei denjenigen Arten, bei welchen überhaupt Männchen vorkommen, diese kaum schwieriger zu erlangen sind als die Weibchen.

Als ich meine Untersuchungen über *M. acervorum* begann, war ich der Hoffnung, daß ich das Männchen finden würde. Jedoch, als ich in den ersten Wochen nur Weibchen fing, wurde ich stutzig. Herr Prof. Wasmann war so liebenswürdig, mir das einzige, von ihm als ♂ angesprochene Exemplar zur Besichtigung zu senden, wozu er schrieb, daß er selbst etwas im Zweifel über die Richtigkeit seiner ehemals gemachten Angabe sei. Diese Zweifel waren begründet, denn in der Tat zeigte die genauere Betrachtung, daß dieses vermeintliche ♂ eine sog. »mittlere Form« vom Stadium IV war, bei welcher die ungefähr halb ausgebildete Legescheide bereits deutlich etwas unter der Supraanalplatte hervorragte; es handelte sich also um ein Weibchen. — Wenn man von dem recht problematischen Männchen Saussures absieht, war nun in der Tat kein Fall, bei welchem ein Männchen beobachtet worden wäre, nachzuweisen. Die Sammlungsexemplare verschiedener Leipziger Entomologen, die ich besichtigte, waren sämtlich Weibchen, ebenso die, welche ich selbst früher gefunden hatte, ferner die der Berliner und Tharandter Sammlung. Auch Herr Viehmeyer teilte mir mit, daß er sich nicht entsinnen könne, ♂♂ einmal gefunden zu haben.

Alle diese Tatsachen ließen allmählich in mir den Gedanken reifen, daß unsre *Myrmecophila acervorum* sich vielleicht auf parthenogenetischem Wege fortpflanze, d. h. daß die Männchen ausgestorben seien, und ich begann dieser Frage bei den folgenden Untersuchungen besondere Aufmerksamkeit zu widmen.

Von meinem aus 182 Exemplaren bestehenden Material wurden im ganzen 178 auf das Geschlecht hin geprüft. Von diesen 178 Individuen waren 113 ♀♀ im Imagozustand (Legescheide völlig ausgebildet), 33 mittlere Formen (Stadium III—V) und 32 Jugendformen. Bei sämtlichen 33 mittleren Formen war der Ansatz der nach der 2. Häutung auf dem neunten und zehnten Sternit in Form von vier Hökern hervorsprossenden Legescheide deutlich zu erkennen (s. B, Kap. II, Abschn. 1 und 2; Textfig. 4 und 5). Die mikroskopische Untersuchung eines Teiles jener mittleren Formen, sowie eines Teiles der Larven ergab, daß in sämtlichen untersuchten Exemplaren ein deutliches Ovar vorgebildet war. Soweit die Larven nicht zur mikroskopischen Untersuchung gelangten, machten sie im künstlichen Nest lebend ihre Weiterentwicklung durch — bis auf einige wenige, die durch den Tod verloren gingen —, wobei sich herausstellte, daß auch sie sämtlich sich entwickelnde Weibchen waren.

Es wurden ferner 30 geschlechtsreife Weibchen mikroskopisch untersucht, die in der Zeit zwischen Ende April und Mitte Oktober, und zwar möglichst aus verschiedenen Kolonien, gefangen worden waren. Die Untersuchung ergab, daß in keinem der Receptacula seminis eine Spur von Spermatozoen enthalten war (vgl. B, Kap. V, Abschn. 4). Zum Vergleiche wurden 3 ♀♀ von *M. nebrascensis* und je 1 ♀ von *M. formicarum*, *M. pergandei* und *M. americana* (des Wasmannschen und Hartmanschen Materials) ebenfalls auf den Zustand ihres Receptaculums geprüft, wobei sich zeigte, daß die Receptacula dieser sich geschlechtlich vermehrenden Formen sämtlich strotzend mit Spermatozoen gefüllt waren.

Auf Grund aller dieser Tatsachen halte ich es für so gut wie erwiesen, daß sich unsre *M. acervorum* parthenogenetisch vermehrt. Schon die Möglichkeit, daß — selbst wenn die Männchen in noch größerer Minderzahl als bei *M. nebrascensis* vorhanden wären — bei einem Material von 182 Individuen nie ein Männchen ins Fangglas gelangt sein sollte, ist sehr gering; noch geringer aber ist die Wahrscheinlichkeit, daß von 30 geschlechtsreifen, d. h. reife oder nahezu reife Eier enthaltenden Weibchen keines befruchtet worden sein sollte.

Am exaktesten würde der Beweis natürlich sein, wenn man die Entwicklung wirklich unbefruchteter Eier nachzuweisen imstande wäre. Obgleich ich allein fast anderthalb Jahr hindurch 20—25 Lubbock-Nester mit geschlechtsreifen Weibchen mit geringen Unterbrechungen täglich inspizierte, gelang es mir nicht, mehr als 18 Eier aufzufinden. Von diesen 18 Eiern hat sich ein einziges ganz entwickelt, d. h. bis zum Ausschlüpfen der jungen Larve, und bei einem andern war ein deutlicher Keimstreifen zu konstatieren. Das erste entstammte einer Kolonie, die drei Grillen enthielt und in der in der Zeit vom 22. Mai bis 15. Juli sechs Eier abgelegt wurden. Zwei dieser Weibchen fand ich leider eines Tages tot im Nest vor, so daß eine mikroskopische Untersuchung nicht mehr vorzunehmen war, das dritte Weibchen überraschte ich gerade bei der Eiablage, nach der es sofort konserviert wurde. Es zeigte sich, daß das Receptaculum leer war. Ob das Ei, das sich zur Larve entwickelte, von diesem Weibchen stammte, ist natürlich fraglich. Ich bezweifle jedoch, daß von drei Weibchen einer Kolonie eines unbefruchtet bleiben sollte, während die beiden andern befruchtet würden. Das zweite Ei, das im Querschnitt einen Keimstreifen zeigte, war zum Unglück auch von einem ♀ abgelegt worden, das ich eines Tages tot (und bereits über Nacht vertrocknet) vorfand. Meine Bemühungen, isolierte Weibchen zur Eiablage zu bringen, hatten zwar insofern Erfolg, als tatsächlich Eier abgelegt wurden; es gelang mir jedoch nie, die durch Zufall einmal günstiger gemachten Bedingungen zu ihrer Reifung wieder herzustellen. Jenes Ei, das sich zur Larve entwickelte, war sofort, als ich es im Nest entdeckte, in einer mit einer dünnen Schicht Erde bedeckten Gipszelle eines Janet-Nestes isoliert worden. Da es am 16. Juni abgelegt war, fiel seine Entwicklung in die hierzu günstigste und heißeste Jahreszeit. Die Larve schlüpfte am 27. Juli, hatte also zu ihrer Entwicklung gerade 5 Wochen und 6 Tage oder rund 6 Wochen gebraucht. Um zu untersuchen, ob etwa die Entwicklungszeit durch die veränderten Bedingungen, die ein Zimmer gegenüber der von der Sonne bestrahlten freien Natur mit sich bringt, beeinflußt wird, ließ ich ein Weibchen von *Gryllus campestris* ebenfalls im Juni befruchten. Die Eier wurden in wenigen Tagen in kurzen Zwischenräumen (in 3 Tagen etwa 80—100) abgelegt und gelangten innerhalb 4 Wochen, also völlig normal, zum Schlüpfen. Man darf daher für das Ei von *M. acervorum* 6 Wochen als die normale Entwicklungszeit annehmen.

Von den übrigen 16 Eiern verschwanden im Anfang einige auf rätselhafte Weise; ich nahm an, daß sie von den Ameisen entweder verscharrt oder gefressen sein möchten und isolierte in der Folgezeit jedes Ei, das ich fand. Obgleich diese Eier genau ebenso, d. h. ebenso feucht und möglichst in ähnlicher Temperatur aufbewahrt wurden, trockneten sie ein oder zeigten sich bei der mikroskopischen Untersuchung so maceriert, daß nur noch Fragmente des Dotters festzustellen waren. Von den letzten zehn bis zwölf Eiern habe ich die sämtlichen in Frage kommenden Weibchen auf ihre Receptacula geprüft und alle leer gefunden.

So wäre bei *M. acervorum* an der Tatsache, daß sich diese Art parthenogenetisch fortpflanzt, kaum zu zweifeln. Um so interessanter erscheint nun die Frage, wie es sich bei *M. ochracea* verhält.

Hier sprach die exakte Angabe FISCHERS über die sekundären Geschlechtscharaktere beider Geschlechter eigentlich deutlich für das Vorhandensein von Männchen. Es gelang mir leider nicht, ein ausreichendes konserviertes Material von dieser Art zu erhalten, und ich war sehr froh, wenigstens ein wohl konserviertes, geschlechtsreifes Weibchen untersuchen zu können (LINKE!). Das Receptaculum seminis dieses Weibchens war prall mit Spermatozoen gefüllt und damit wenigstens festgestellt, daß tatsächlich Männchen existieren. Daß auch die übrigen Angaben FISCHERS völlig auf Wahrheit beruhten, zeigte eine Besichtigung der fünf *ochracea*-Exemplare der Berliner Sammlung. Von diesen fünf waren vier Weibchen, und zwar im Imagozustand. Ein Exemplar jedoch, das ich wegen seiner geringeren Größe zuerst für eine mittlere Form hielt, fiel mir unter der Lupe sofort durch die abweichende Behaarung an Kopf und Antennen auf. Während die vier andern Exemplare (♀♀) übereinstimmend an der Vorderseite des Kopfes eine kaum merkliche Pubescenz kurzer steifer Börstchen zeigten und an den Fühlern ebenfalls nur eine wenig abstehende Behaarung, sah man hier, wenn man senkrecht von oben auf die Stirn des Kopfes blickte, lange, weißliche Borsten wie einen Kamm senkrecht abstehen und desgleichen die Innenseite der Fühler mit ebenfalls vertikal abstehenden, über die kurzen Fühlhaare hinausragenden, steifen Borstenhaaren besetzt (Beschreibung s. C 2; Taf. XXII, Fig. 3 und 3*a*). Ich zweifelte nicht, hier ein Männchen mit den von FISCHER angegebenen Merkmalen vor mir zu haben. Das Abdomen war allerdings (vom Sammler? KRÜPER, Athen) in sonderbarer Weise entstellt worden, indem nämlich an das eine, etwas nach innen gedrückte und wie eine Legescheide unter der Analöffnung hervorragende Hinterbein ein größeres, zu einem andern Tier gehöriges darauf geklebt war. Bei schwächerer Vergrößerung mußte dadurch eine Legescheide vorgetäuscht werden. Tatsächlich aber war trotz dieser groben Entstellung das Fehlen einer solchen deutlich zu konstatieren. Besäße ich nicht die untrüglichsten Schnitte durch ein gefülltes Receptaculum von *M. ochracea*, so würde ich Bedenken haben, auf Grund dieses im übrigen schlecht erhaltenen Exemplares die sichere

Existenz von Männchen zu behaupten. Allein beide Tatsachen stützen sich gegenseitig derart, daß Zweifel ausgeschlossen sind.

Es fragt sich nun, wie hiermit die Angaben Saussures, Brunner v. Wattenwyls und Novaks, die die Existenz von ♂♂ auf Grund ihres gewiß nicht unbeträchtlichen Materials leugnen oder in Zweifel ziehen, in Einklang zu bringen sind. Eine Lösung dieser Frage wird erst gegeben werden können, wenn einmal über das Verhältnis der Geschlechter genaue ziffernmäßige Angaben vorliegen werden. Einstweilen diene folgende Hypothese zur Erklärung:

Wo immer im Tierreich Parthenogenese zu beobachten ist, handelt es sich um Fälle, bei denen es zu einer Rückbildung der Befruchtung gekommen ist, und die man als Anpassungserscheinungen deuten kann. Die Gründe, die die Natur veranlaßten, von einer getrennt geschlechtlichen Vermehrung abzuweichen und entweder dem Zwittertum oder der Parthenogenese zuzustreben, waren meist ähnlicher Art. Einerseits war es die geringe Beweglichkeit, die ein Aufsuchen der Geschlechter erschwerte oder unmöglich machte, anderseits bewirkte die Parthenogenese, wenn die Männchen entbehrlich waren, eine erhöhte Fruchtbarkeit, da bei gleicher Individuenzahl die doppelte Anzahl Eier produziert werden konnte (Weismann, 1904). Welche Rolle die Parthenogenese bei den Insekten spielt, ist jedenfalls erst zum kleinsten Teile bekannt. In den meisten Fällen tritt sie in Form der Heterogonie auf, d. h. immer da, wo zeitweilig die Bedingungen zur amphigonen Fortpflanzung ungünstig werden (Cynipiden), oder umgekehrt infolge reichlicherer Nahrung usw. die Bedingungen zur Parthenogenese sich außerordentlich günstig gestalten (Pflanzenläuse usw.). Beispiele, in denen innerhalb einer Gattung oder einer Art Parthenogenese zeitweilig, jedoch ohne Gesetzmäßigkeit auftritt, oder sie sich auf einzelne Gebiete beschränkt, sind wenige bekannt. Ein Schulbeispiel ist der bei uns in Mitteldeutschland sich nur parthenogenetisch fortpflanzende *Apus*, der in Ostdeutschland und Polen noch in beiden Geschlechtern auftritt. Ferner weiß man von gewissen Phasmiden, daß sie sich Generationen hindurch auf parthenogenetischem Wege fortpflanzen, ehe wieder einmal ein ♂ auftritt. Von den bei uns nur im Süden auftretenden *Bacillus rossii* und *redtenbacheri* werden nur sehr selten einmal Männchen gefunden. Offenbar hat man es hier mit Formen zu tun, deren ♂♂ im Aussterben begriffen sind, und die einer ausschließlich parthenogenetischen Fortpflanzungsweise zustreben. Gerade das Beispiel des sich in gewissen Gebieten rein parthenogenetisch, in andern teilweise parthenogenetisch sich fortpflanzenden *Apus* zeigt, daß eine solche Entwicklung wahrscheinlich einen allmählichen und zonenweise verschieden schnellen Verlauf nimmt, daß sie nicht plötzlich auftritt, sondern langsam wie ein Organ im Verlauf vieler Generationen erworben wird. Ähnliche Verhältnisse bieten die Cypriden unter den Ostracoden dar, bei welchen Formen mit teilweiser und vollkommener Parthenogenese neben sich ausschließlich geschlechtlich fortpflanzenden Formen bekannt sind.

Auf Grund später eingehend zu schildernder anatomischer Untersuchungen sind wir berechtigt, die parthenogenetische Fortpflanzung von *Myrmecophila acervorum* als eine — geologisch gesprochen — noch sehr junge Erwerbung anzusehen, die ein äußerst seltenes gelegentliches Auftreten von Männchen prinzipiell nicht einmal ausschließen würde (vgl. B, Kap. IV, Abschnitt 4). Um so eher müßte man erwarten, daß sich zwischen die Extreme der Vermehrungsweise, wie sie *M. acervorum*, die sich ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzt, und *M. americana*, die sich — nach dem mitgeteilten Zahlenverhältnis zu schließen — ausschließlich durch Männchen fortpflanzt, darbieten, eines oder mehrere Zwischenglieder einschieben. *M. nebrascensis* dürfte vielleicht als ein solches gelten, wenn das Verhältnis ♂♂ : ♀♀ = 1 : 7 oder 1 : 8 richtig ist. Noch mehr ist dies jedoch von *M. ochracea* zu vermuten, deren Verbreitungsgebiet sich mit der monogon sich fortpflanzenden Form im Süden vermischt. Diesbezügliche Untersuchungen werden hoffentlich in dieser interessanten Frage einmal völlig Aufschluß geben. Vorläufig darf man von *ochracea* mit einiger Sicherheit annehmen, daß die Zahl der Weibchen die der Männchen bedeutend überwiegt, da sonst die Existenz der letzteren kaum von einigen Forschern geleugnet worden sein könnte.

Es ist einzusehen, daß die Erwerbung der Fähigkeit, sich parthenogenetisch fortzupflanzen, für *Myrmecophila* sehr nützlich war, denn einerseits hatten sich im Laufe der Entwicklung die Sinnesfunktionen durch Ausbildung des Fühlerverkehrs und Reduktion des Auges ganz einseitig der Symbiose mit den Ameisen und damit einer völlig hypogäen und bequemen parasitischen Lebensweise angepaßt, so daß ein Finden der Geschlechter aus zwei verschiedenen Kolonien erschwert wurde; anderseits bedeutete sie eine Ersparnis; denn es ist anzunehmen, daß die Begattung der Geschlechter nach und nach nur noch unter Individuen einer Kolonie stattgefunden hat, die vielleicht sämtlich von einem und demselben Muttertier abstammten. Dann war es jedenfalls zweckmäßiger, wenn alle Individuen Weibchen waren. Endlich brachte die Parthenogenese, nachdem durch Amphimixie ein in allen Teilen an seine Lebensverhältnisse wohl angepaßter Organismus entstanden war, denselben in ein stabiles, arterhaltendes Gleichgewicht.

Wie und wo sich die Begattung bei den geschlechtlich sich fortpflanzenden Formen vollzieht, darüber lassen sich nur einige Vermutungen anstellen. Die für Orthopteren einzigartigen gekämmten Fühler des *ochracea*-♂ machen es wahrscheinlich, daß die Weibchen von den Männchen aufgesucht werden, daß also das Umgekehrte stattfindet, wie bei allen, mit Schrillorganen ausgestatteten Orthopteren, bei denen das Weibchen der aktive Teil ist. Zufällig befand sich unter dem reichen Wasmannschen Material von *M. americana* ein Männchen, an dessen Geschlechtsöffnung eine große Spermatophore von kugelrunder Gestalt und mit engem, hakenförmig gekrümmten Ausführungsgang klebte. Bei Gryllodeen erfolgt die Begattung allgemein durch Spermatophoren, die das Männchen an die weibliche Geschlechtsöffnung anheftet.

Allen Gryllodeen ist gemeinsam, daß sie als Larven überwintern, in den ersten Frühlingsmonaten zur Imago heranwachsen, worauf im Sommer Begattung und Eiablage erfolgt und beide Geschlechter kurz darauf absterben. Tümpel (1907) gibt an, daß Ende Juli die letzten erwachsenen Grillen verschwunden seien.

Ganz anders verhält es sich bei den Ameisengrillen, deren Leben sich weder im Laufe eines Jahres, noch mit solcher Gesetzmäßigkeit abspielt. Es erscheint zunächst auffällig, daß man — bei *M. acervorum* — während des ganzen Jahres, d. h. im Freien etwa in der Zeit zwischen April und Oktober, alle Entwicklungsstadien nebeneinander beobachtet, was bereits vermuten läßt, daß die Eiablage — ähnlich wie beim Heimchen (*Gryllus domesticus*) — sich nicht auf eine bestimmte Periode beschränkt, sondern während des größten Teiles des Jahres stattfindet. Zur Veranschaulichung diene folgende Tabelle.

Es wurden gefangen:

	Imagines	Mittlere Formen		Larven	
		(ältere)	(jüngere)	(ältere)	jüngere)
April	15	—	—	2	—
Mai	33	3	2	3	10
Juni	30	9	11	4	3
Juli	8	4	3	—	1
August	5	—	1	1	—
September	15	1	—	4	4
Oktober	3	—	—	2	2
November	1	—	—	—	—

Es sei zunächst erwähnt, daß die Zahlen den wirklichen Verhältnissen nur entfernt nahekommen, da sie naturgemäß mit der Häufigkeit meiner Exkursionen, dem jeweiligen Wetter und einer Reihe von Zufälligkeiten zusammenhängen. Immerhin lehren sie:

Erstens, daß man von April bis November erwachsene Formen findet, zweitens, daß man in derselben Zeit die Larven (Jugendformen) findet, drittens ersieht man — namentlich aus den Zahlen der Monate Mai, Juni, Juli —, daß gleichzeitig alle sechs Entwicklungsstadien nebeneinander zu beobachten sind.

Es ist mir trotz eifrigen Suchens nie gelungen, im Freien die Eier der Grillen zu entdecken, und es ließen sich demgemäß nur aus den jüngsten Larvenstadien Schlüsse auf die Zeit der Eiablage ziehen. Diese Schlüsse gewinnen jedoch an Sicherheit, wenn man die Daten der Eiablage in den künstlichen Nestern in Betracht zieht. Es wurden Eier abgelegt, oder richtiger vorgefunden[1]:

Tag Monat	Nummer der Kolonie	Zahl der Gr. in Nestern	Zahl der vorgef. Eier	Bemerkungen
22. Mai . . .	18	3	1	—
31. » . . .	18	3	2	—
2. Juni . . .	29	1	2	—
9. » (1908)	1	1	1	am 6. Sept. 07 gefang.
13. » . . .	26	1	1	—
16. » . . .	18	3	2	geschlüpft am 27. Juli.
28. » . . .	18	3	1	—
15. Juli . . .	18	1	1	—
22. » . . .	26	1	1	—
23. » . . .	26	1	1	—
8. September	38	1	1	—
3. Oktober .	43	1	1	—
9. » .	1	1	2	Entwickl. i. Nest vom Stad. IV—VI.
16. » .	34	1	1	—

Aus dieser Tabelle ist mehreres zu ersehen: erstens, daß tatsächlich die Eiablage 6 Monate hindurch erfolgte, es ist jedoch nach den Larvenfunden im Mai und April anzunehmen, daß sie bereits im April und vielleicht noch eher beginnt — also überhaupt mit Erwachen des Ameisenlebens im Freien —, und daß sie anhält, bis dieses ebenfalls zu ruhen beginnt. Ferner zeigen Kolonie 29 (2. Juni) und Kolonie 1 (9. Oktober), daß nicht mehr als zwei Eier von demselben ♀ hintereinander abgelegt wurden — innerhalb 24 Stunden —. Ob die ungewöhnlich geringe Produktion an Eiern den wirklichen Verhältnissen entspricht, ist nicht zu entscheiden. Die Beobachtung, daß einige Male Grilleneier wieder verschwanden, erheischt jedenfalls eine gewisse Vorsicht. SAVI hatte bereits beobachtet, daß die Eier lose auf dem Boden abgelegt werden und dort liegen bleiben. Sie wurden, als ich sie absichtlich mehrere Tage im Nest liegen ließ, von den Ameisen nicht im geringsten beachtet, auch die Grillen kümmerten sich nicht um sie. Daß mir also eine größere Anzahl Eier entgangen wäre, bezweifle ich und bin der Ansicht, daß auch unter natürlichen Bedingungen die Eiproduktion im Gegensatz zu andern Gryllodeen eine außerordentlich geringe ist. In einem Nest waren — selbst wenn ich aufgrub — nie mehr als höchstens drei bis fünf Larven jüngsten Stadiums zu beobachten, und die Zahl der gefangenen mittleren Formen und Larven erreichte längst nicht die Höhe der Zahl der gefangenen Imagines. Wenn man berücksichtigt, wie groß die Sicherheit der jungen Larven im Schutze eines Ameisennestes ist gegenüber den tausend Gefahren, denen die 90—100 Larven eines Feldgrillenweibchens, z. B. ausgesetzt sind, so wird man diese Herabminderung einer durch die geschütztere Lebensweise unnütz gewordene Überproduktion verständlich finden. Auffallend ist die Größe des Eies[1] und damit zusammenhängend die Größe der Larve im Verhältnis zur Imago. Die Länge der Imago von *M. acervorum* beträgt 3,3—3,5 mm (im Durchschnitt), die des abgelegten Eies 1,1—1,2 mm und dessen Breite 0,50 bis 0,57 mm. Bei einem 2,8 cm langen befruchteten Weibchen von *Gryllus campestris* betrug das Verhältnis von Körperlänge zur Eilänge 10 : 0,88, bei einem Weibchen von *M. acervorum* von 3,4 mm Länge 10 : 3,5. Noch merkwürdiger ist jedoch das Volumenverhältnis, wenn man berücksichtigt, daß ein 2,5 mm langes *Gryllus*-Ei nur 0,69 mm breit war, ein 1,1 mm langes *Myrmecophila*-Ei 0,56 mm (Textfig. 1). Während das Körpervolumen von *Gryllus* ungefähr 20mal so groß ist als das von *M. acervorum*, ist das Eivolumen, wie schon aus der Figur zu ersehen ist, nur etwa 3—3,5mal so groß. Ist also auf der einen Seite eine Verringerung der Eizahl zu konstatieren, so hat auf der andern Seite eine bedeutende Volumenvergrößerung stattgefunden.

---

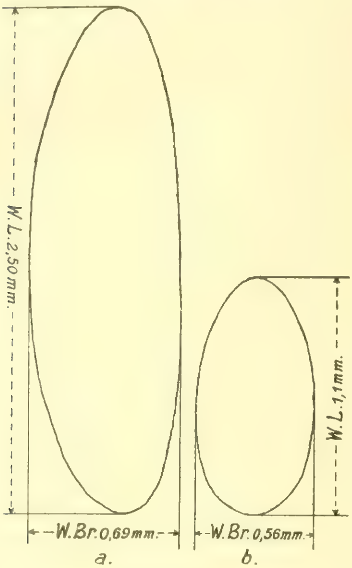
[1] Die Nester wurden täglich besichtigt, so daß das Datum der Eiablage mit dem angegebenen höchstens um einen bis zwei Tage differiert.

---

[1] Es ist möglich, daß die von WASMANN (1903) bei *Xenogaster inflata* und *Hetaerius ferrugineus* hervorgehobene Größe der Eier ähnlich — wie hier angegeben — biologisch zu erklären ist, und daß noch weitere Beispiele dieser Art existieren.

Wenn das Größenverhältnis zwischen Imago und Larve so wäre, wie bei *Gryllus*, so würde es ausgeschlossen sein, daß die Larve sofort, nachdem sie der Eihülle entschlüpft ist, völlig imstande sei, die Lebensweise der älteren Individuen zu teilen, d. h. in beständigem Fühlerverkehr mit den Ameisen zu stehen, diese zu belecken und an den Fütterungen teilzunehmen.

Schon aus der ersten Tabelle war zu ersehen, daß man zu Beginn des Frühjahrs die Grillen in allen Stadien, also auch als Imagines, bereits im April antrifft. Hieraus und aus dem Umstand, daß sie im Herbst erst mit den Ameisen allmählich verschwinden, ist zu entnehmen, daß die Grillen auch als Imagines mit den Ameisen überwintern, im Gegensatz zu allen freilebenden Gryllodeen, die nur als Larven überwintern, d. h. daß sie mit ihnen in die Tiefe gehen und hier in einer Art Starre die kalte Jahreszeit überdauern. — Am 25. September 1908 setzte ich ein ausgewachsenes Grillenweibchen mit einer Kolonie von *Formica fusco-rufibarbis* in ein bis heute (den 3. Februar 1909) ungeheiztes Zimmer. Je nachdem die Temperatur fällt, werden mit den Bewegungen der Ameisen auch die Bewegungen der Grille langsamer und steifer, an den kältesten Tagen sitzt sie regungslos mitten im Ameisenknäuel. Wird es dagegen etwas wärmer, so beginnt sie die Ameisen zu belecken.



Textfig. 1.

a, Ei von *Gryllus campestris*; *b*, Ei von *Myrmecophila acervorum*. Zum Vergleich in demselben Maßstab gezeichnet. 27 : 1.

Wie lange eine Larve vom Ausschlüpfen bis zur Häutung braucht, ließ sich nicht sicher feststellen, da die Zeiträume zwischen den Häutungen, die ich beobachten konnte, sehr verschieden lang waren, und es mir nicht gelang, die volle Entwicklung eines einzigen Tieres zu beobachten. Einige Data mögen jedoch mitgeteilt werden: Eine am 24. September 1907 gefangene Larve überwinterte im künstlichen Nest im Stad. II. Sie häutete sich zum zweitenmal erst am 6. Juni 1908. Die am 27. Juli bei mir geschlüpfte Grille häutete sich am 20. August das erstemal, am 18. Oktober das zweitemal, um in diesem Stadium zu überwintern. Eine am 13. Juni gefangene mittlere Form vom Stad. IV häutete sich am 21. Juni zu V und am 15. September erst zur Imago (VI) und legte am 9. Oktober die ersten beiden Eier ab. — Vom April bis August fütterte ich die Ameisen besonders reichlich mit Insekten und glaubte zu beobachten, daß in dieser Zeit die Entwicklung rascher vor sich ging, im Herbst langsamer. Besonders interessant war die bereits erwähnte, am 6. September 1907 als Imago gefangene Grille, die überwinterte und noch bis zum 15. August des folgenden Jahres lebte. Ich glaube nicht, daß sie erst im Frühjahr 1907 geschlüpft war, sondern daß sie bereits den Winter 1906/07 überdauert hatte. Obgleich ich bei diesem Weibchen nur ein einziges Ei im Nest fand, ist doch anzunehmen, daß normalerweise nahezu ein Jahr lang oder länger von ein und demselben Weibchen — vielleicht periodenweise — Eier abgelegt werden.

Das Ergebnis, daß *M. acervorum* wenigstens 2 Jahre lebt, vielleicht sogar bis zu 3 Jahren, ist überraschend, da alle Gryllodeen — auch *G. domesticus* — eine einjährige Lebensdauer besitzen; und es gewinnt an Interesse, wenn man berücksichtigt, daß eine mehrjährige Lebensdauer auch bei andern myrmekophilen Insekten beobachtet worden ist — so bei *Claviger* von JANET (1897), bei *Hetaerius*, für den nach WASMANN (1905) eine wenigstens zweijährige Lebensdauer im Imagozustand feststeht, eine längere wahrscheinlich ist. — Über die Entwicklung der übrigen Formen lassen sich auf Grund der spärlichen Angaben keine Sätze aufstellen. WHEELER (1900) fand im April und Mai den Hoden von *M. nebrascensis* in Spermatogenesis und das Ovar mit reifen Eiern gefüllt, woraus er schließt, daß die Eiablage in dieser Zeit erfolge, das Schlüpfen der Larven Anfang Juni, zu welcher Zeit er auch tatsächlich die Jugendformen fand. Da WHEELER jedoch keine Angaben über Hoden und Ovar in andrer Jahreszeit macht, ebenso nicht darüber, ob Larven tatsächlich nur im Juni und nicht auch eher oder später zur Beobachtung gelangen, ist nicht zu entscheiden, ob hier tatsächlich ein von *M. acervorum* abweichendes Verhalten vorliegt. Ich möchte das letztere bezweifeln, weil auch die Data PERGANDES zu dem WASMANNschen Material von *M. pergandei* eine ziemliche Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei *M. acervorum* erkennen lassen. Herr Prof. PERGANDE fand nämlich in den Sommern 1891/92 Larven und mittlere Formen sowohl gleichzeitig nebeneinander als auch Larven in der Zeit zwischen April und Oktober, was deutlich für eine Eiablage während mehrerer Monate spricht.

B. Zur Morphologie und Anatomie der Ameisengrillen.

I. Der Kopf.

1. Die Antennen[1].

Obgleich der Kopf in seinen Umrissen die Konturen des Gryllodeentypus zeigt, fallen schon bei der äußeren Betrachtung charakteristische Abweichungen vom Typus ins Auge (Taf. XXIV, Fig. 21). In erster Linie sind es die gewaltig erweiterten Fühlergruben und die im Verhältnis zur Größe des Schädels außerordentlich kräftigen Antennen selbst, die dem Kopfe das Gepräge geben. Das Auge, dessen Rudimentation in Kap. VI für sich behandelt werden wird, ist zu fast einem Drittel in die Fühlergrube eingeknickt, so daß umgekehrt die beiden großen Gruben den Eindruck zweier riesigen Augen machen. In *Myrmecophila* haben wir einen weiteren Vertreter jener Myrmecophilen vor uns, deren Fühler eine ausgesprochene Anpassung an ihre myrmekophile Lebensweise zeigen. Im biologischen Teil wurde gezeigt, daß der Fühlerverkehr der Grille mit ihren Wirten in einer »aktiven Mimikry« — um den treffenden Ausdruck Wasmanns (1896) zu gebrauchen — bestehe, die eine derjenigen des symphilen *Atemeles* nicht nachstehende Täuschung der Wirte bewirkt. Wasmann (l. c.) macht bei *Eciton*-Gästen auf ein merkwürdiges Verhältnis zwischen Fühlerstärke und Körpergröße aufmerksam. Die kleinsten *Eciton*-Gäste besitzen nämlich die relativ dicksten Fühler, so daß bei den größeren Formen die Ähnlichkeit mit dem *Eciton*-Fühler immer vollkommener wird. Auch ein *Myrmecophila* Fühler würde, wenn er nur die relative Stärke eines *Gryllus*- oder *Nemobius*-Fühlers besäße, wirkungslos sein. Die Fühler von *Gryllus* und *Nemobius*, wie die aller übrigen Gryllodeen, sind fadenförmig dünn, die einzelnen Glieder an der Fühlerbasis etwas länger als dick (Taf. XXIV, Fig. 22). Die Fühlerglieder von *Myrmecophila* dagegen repräsentieren im basalen Teile, als dem dicksten und mimetisch am meisten beanspruchten, niedrige Ringe, die erst gegen die Spitze hin die gewöhnliche langcylindrige Form annehmen (Taf. XXII, Fig. 1 und Taf. XXIV, Fig. 21).

In der eigentümlichen Kopf- und Fühlerbehaarung des Männchens von *M. ochracea* (Fig. 3*a*), die sich im systematischen Anhang genauer beschrieben findet, dürfte kaum eine speziell myrmekophile Anpassung zu erblicken sein. Die nur dem *ochracea*-Männchen eignenden Fühler werden vielmehr wie die »gekämmten« Antennen vieler Spinnermännchen unter den Lepidopteren. denen sie ähneln. der Witterung des andern Geschlechtes dienen (s. A, Kap. IV).

---

[1] Über Lobus olfactorius und Nervus antennalis s. Kap. VI.

2. Die Mundteile.

Wasmann (1896) macht bei der Aufzählung morphologischer Merkmale der Myrmecophilen besonders auf die durch die Fütterung hervorgerufenen Veränderungen aufmerksam. welche an einzelnen. einseitig beanspruchten Teilen der Mundteile zu konstatieren sind (Verbreiterung der Aleocharinenzunge. Reduktion der Kiefertaster der Clavigerinen usw.). Bei *Myrmecophila* hat. wie im I. Teil der Arbeit gezeigt wurde. eine Abweichung von der gewöhnlichen Benutzung der Mundteile zum Zerschroten fester Nahrung in beträchtlichem Maße stattgefunden; und es ist daher die Frage von Interesse. ob dies in der Gestaltung der Mundteile seinen Ausdruck findet.

Die Mandibeln und das erste Maxillenpaar zeigen kaum bedeutende Unterschiede von den entsprechenden Teilen bei *Gryllus* und *Nemobius*. Die Mandibeln sind breit schaufelförmig gestaltet. die Kaufläche wird von vier ungleich langen kegelförmigen Zähnen gebildet (Textfig. 2). Die Lacinia (*lac*) der I. Maxille ist hakenförmig gekrümmt und endet mit einer scharfen Spitze. unter welcher eine zweite. dünnere, ebenso nach innen gekrümmte. hervorragt. Die Galea (*gal*) ist im Vergleich zu der von *Gryllus* ziemlich kräftig und dick und zeigt an ihrem äußeren Ende eine kugelförmige Anschwellung. die mit sehr kurzen. anliegenden Sinnesbörstchen besetzt ist. Gleichfalls kräftiger als bei den oben genannten Gryllodeen erscheinen auch die fünfgliedrigen Maxillarpalpen (*plp.mx*). wie ein Vergleich von Fig. 21 und 22 auf Taf. XXIV zeigt. Wie in Teil I erwähnt wurde. fordert *Myrmecophila* (wie die termitophile Aleocharine *Termitomorpha meinerti*) auch mittels der auf dem Labrum der Ameise trommelnden Palpen diese zur Fütterung auf. Bei *Termitomorpha* wies Wasmann (l. c.) eine dieser Tätigkeit entsprechende Kräftigung und Verdickung der Palpen nach. Vielleicht darf auch bei *Myrmecophila* die zwar nur mäßige. aber nicht zu leugnende Verdickung der Palpen ähnlich aufgefaßt werden.

Die Unterlippe repräsentiert den Typus des in Glossen und Paraglossen gespaltenen Gryllodeenlabiums. Palpifer (*plpf*). Mentum (*ment*). Submentum (*s.ment*) sind deutlich abgesetzt. Die Glossen (*gl*) sind etwas kürzer als die Paraglossen (*pgl*) und insofern bemerkenswert, als sie mit diesen ziemlich weit vorn verwachsen sind. Der Palpifer trägt die viergliedrigen Labialpalpen (*plp.lb*).

3. Hypopharynx und Epipharynx.

Der Hypopharynx ist der anatomisch interessanteste Teil des Tieres, da er die bei den übrigen Mundteilen zu vermissende Anpassung an die Lecktätigkeit der Grille in schönster Weise ausgeprägt zeigt. Sein Bau soll daher im folgenden etwas eingehender besprochen werden.

In seiner äußeren Form nähert sich der Hypopharynx von *Myrmecophila* dem von *Gryllus*: er liegt als »Zunge« dem Labium auf, mit dem er am Beginn des Palpifer verwachsen ist, und bildet mit seiner Oberseite den Übergang zur Ventralwand des Pharynx; er wird also vom Epipharynx dorsal, vom Labium ventral bedeckt. Bei *Gryllus* ist der Hypopharynx ein ziemlich kurzes und gedrungenes Gebilde, das bis an das Ende der Glossen reicht und oberseits teilweise mit Sinnesborsten besetzt ist. Die Cuticula ist gleichmäßig dünn, das Innere mit Fettkörper gefüllt; median verlaufende Längsmuskeln dienen zur Erweiterung der Mundöffnung und zu Schluckbewegungen.

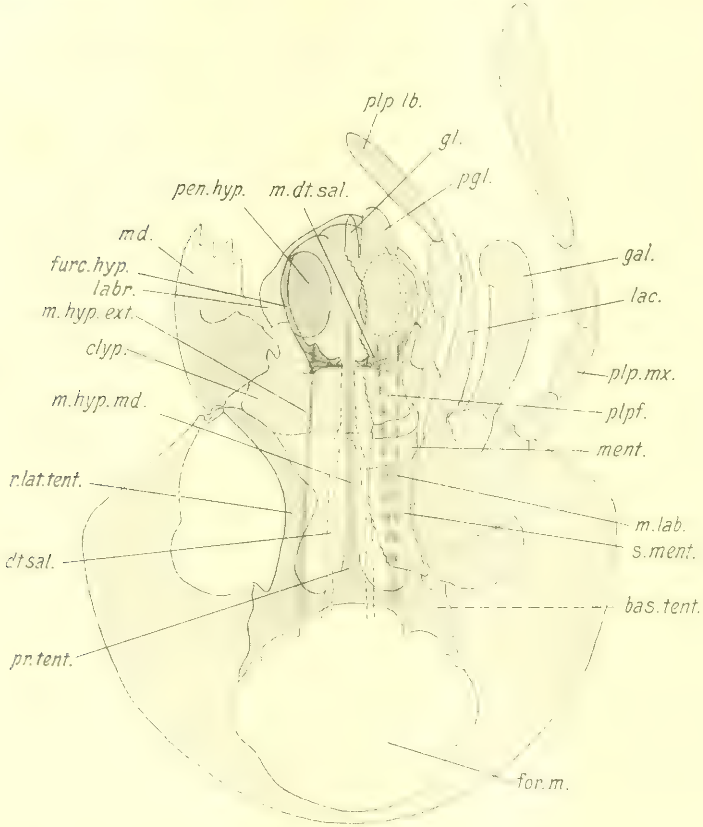
Der Hypopharynx von *Myrmecophila* zeigt, wenn es gelingt, ihn aus seinem Zusammenhang mit den übrigen Mundteilen zu lösen, eine Gestalt, die sich im Umriß ungefähr mit der eines Tennisschlägers vergleichen läßt, dessen Stiel abgeschnitten ist (Taf. XXII, Fig. 5). Die von HEYMONS (1895) bei *Forficula* beobachtete Dreizipfeligkeit tritt auch hier sehr deutlich zutage. Zwischen den beiden großen seitlichen Lappen (*lob.lat*) erblickt man einen kleineren mittleren (*lob. med*), der über jene etwas hinausragt und etwas niedriger ist als sie, so daß vorn zwischen den beiden seitlichen Lappen eine kleine Vertiefung entsteht; diese Vertiefung setzt sich als eine mediane Rinne nach hinten fort und geht in den Pharynx bzw. Oesophagus über. Seine Festigkeit erhält der Hypopharynx durch drei Chitinversteifungen. Zwei bilden eine Art Gabel — dem Rahmen des Tennisschlägers zu vergleichen —, mit einem rechtseitigen und linkseitigen Ast (*furc.hyp*). Während sich beide Äste nach vorn verjüngen, sind sie in ihrem hinteren Teil am breitesten. Etwas hinter der breitesten Stelle der Zunge sind sie durch eine dorsale Querbrücke (*fib.hyp*) miteinander verbunden, die das gewölbte Hypopharynxdach wie eine gebogene Rippe trägt. Die Festigkeit, die die Zunge auf diese Weise erhält, hat ihren besonderen Grund. Jeder der seitlichen Hypopharyngeallappen trägt auf seiner Unterseite eine ovale, genau elliptische Platte, die sehr dick mit in Querreihen angeordneten, nach vorn gerichteten Börstchen besetzt ist, und die als Hypopharyngealbürstchen bezeichnet werden soll (Taf. XXII, Fig. 6 *pen.hyp*). Fig. 4 (Taf. XXII) stellt einen

Querschnitt durch den Hypopharynx von *M. nebrascensis* dar, der ungefähr an der breitesten Stelle der Bürstchen geführt ist. Er zeigt zunächst, daß die beiden gleichmäßig gekrümmten Platten, welche die Borsten tragen, nicht in der Mitte zusammenstoßen, sondern durch eine von sehr zartem Chitin gebildete Falte voneinander getrennt sind, die eine gewisse Beweglichkeit der kräftigen, unbiegsameren Platten gegeneinander bedingen dürfte. Entfernt man durch Kalilauge vorsichtig alle Weichteile, so gewähren diese Bürstchen einen mehr flachen, weniger gewölbten Eindruck. Ein derartiges Präparat zeigt jedoch außer den Bürstchen noch eine andre, höchst merkwürdige Bildung: quer durch jeden der beiden Seitenlappen zieht sich nämlich ein dorsal-ventral verlaufender chitinöser Gang, der dorsal rechts und links von der Mittellinie und ungefähr in der Mitte zwischen Querbrücke und der Spitze jedes Lappens mündet, ventral genau in der Mitte des Vorderrandes der Bürstchen nach außen führt. Die Gänge sind vollkommen symmetrisch und machen einige Biegungen (Taf. XXII, Fig. 5 *dt.hyp*). Auf Querschnitten zeigt sich, daß das Chitin ähnlich wie das der Tracheen fein geringelt ist, jedoch anscheinend nicht in fortlaufender Spirale, sondern es besteht vielmehr aus in sich geschlossenen Ringen, da auf manchen Schnitten deutlich einzelne Ringe, die sich bei einer Zerreißung des Ganges abgelöst hatten, zu unterscheiden waren. Untersucht man den Hypopharynx auf Sagittalschnitten, so bietet sich folgendes Bild dar (Taf. XXII, Fig. 7): Die Hypodermis des Oesophagus bzw. des Pharynx besteht aus regelmäßigen, im Schnitt quadratischen Zellen und liegt, dorsal wie ventral, einer glatten und dünnen Cuticula dicht an. Nach Eintritt in den Hypopharynx löst sie sich jedoch auf allen Schnitten, auch bei vorsichtigster Behandlung, ab und bildet einige, der straffen, zungenförmigen Kontur des Hypopharynx nicht entsprechende, Falten. Während die Basalmembran der abgelösten Hypodermis deutlich ist, ist eine äußere Begrenzung nicht zu erkennen. Erst hinter dem Bürstchen schmiegt sie sich der Cuticula wieder an, und zwar geht sie auf medianen Sagittalschnitten in die spiralig gewundene Cuticula des gemeinsamen Ausführungsganges der Speicheldrüsen über (*dt.sal*). Der in Fig. 7 in seinem ganzen Verlauf eingezeichnete chitinöse Gang liegt in allen Fällen, auf Quer- wie auf Längsschnitten, zwischen der abgelösten Hypodermis und der Cuticula der Zunge. Eine ihm gesondert zukommende Hypodermis ist nicht nachzuweisen. Die der Spitze des Hypopharynx zugehörenden Epithelzellen zeigen keine Zellgrenzen, man erhält stets eine Anhäufung von mehreren, mindestens zwei Kernschichten übereinander. Der

Zwischenraum zwischen Hypodermis und Cuticula erscheint mit einer sehr feinfaserig struierten Masse erfüllt. Jeder der beiden Gänge mündet dorsal auf einem kleinen, stärker chitinisierten Höcker (*pap.hyp*), der sich jedoch nicht sehr hoch über seine Umgebung erhebt, sondern vielmehr etwas in sie eingesenkt erscheint. Jedem der beiden Höcker liegt im Epipharynx eine kleine Grube (*foss.ep*) gegenüber, in die er — wie der Zapfen in sein Lager — hineinpaßt. Packard (1903) gibt an, daß der Epipharynx unter dem Clypeus und Labrum läge. Diese Umgrenzung trifft bei *Myrmecophila* nicht ganz zu. Ein medianer Sagittalschnitt zeigt nämlich, daß die Cuticula, welche die Dorsalwand der Mundhöhle unter dem Clypeus bekleidet, bereits vollkommen glatt struiert ist, während sie unter dem Labrum für sich sowohl viel stärker, als als auch bogig gewölbt erscheint. Der Hauptunterschied liegt jedoch in der Beschaffenheit der Hypodermis. Diese weist nämlich nur in dem labralen Teile jene von Packard (l. c.) als »taste cups« bezeichneten tassenförmigen Einsenkungen auf, in welche ein in einen Nerven sich fortsetzendes Stiftchen zentral hineinragt, und die als Geschmacksorgane zu deuten sind (*cal.gust*). Packard (l. c.) macht ferner die Angabe, daß unter »taste-pits«, »taste-cups« und »-rods« und den zugehörigen Nerven sich zwischen Labrum und Epipharynx keine bemerkenswerten Organe weiter befänden. Dies gilt jedoch für *Myrmecophila* und — wie sich bei einer zum Vergleich vorgenommenen Untersuchung an *Gryllus campestris* herausstellte — auch für diese Gryllodee nicht. Es finden sich nämlich bei beiden vier Drüsenbüschel, die rechts und links von der Mittellinie zu zweien hintereinander stehen und jedes durch ein sehr feines Cribellum nach außen münden (*gl.ep*). Den feineren histologischen Bau dieser Drüsen zu studieren, mangelte es leider an Zeit. Auf einem axialen Längsschnitt wurden meist beide hintereinander liegende Büschel im Schnitt erhalten. Jedes Büschel bestand (im Schnitt) aus fünf bis sieben sich um das Drei- bis Vierfache über die Nachbarepithelzellen erhebenden cylindrigen Zellen. Sie waren mit ihren Ausführungsöffnungen schräg nach vorn (oralwärts) gerichtet. Jede Zelle hatte ihren besonderen, bis fast zur Zellmitte zu verfolgenden Ausführungsgang und einen großen distalwärts gelegenen Kern und war in ihrem distalen Ende von körnigem Plasma erfüllt. Anfangs neigte ich zu der Ansicht, daß diese »Eipharyngealdrüsen« in einer Beziehung zu jenen rätselhaften beiden Gängen des Hypopharynx stehen möchten, da das vordere Drüsenpaar unmittelbar hinter den erwähnten beiden Gruben ausmündet. Allein der Vergleich mit *Gryllus* zeigte, daß dort nur die vier Drüsen, nicht aber Gruben und Gänge wiederzufinden sind. Außerdem wäre damit auch nur die Existenz des vorderen Drüsenpaares erklärt. Bevor eine eingehende histologische Untersuchung Aufschluß gibt, lassen sich jedenfalls nur Vermutungen über ihre Funktion anstellen. Daß diese Drüsen in Zusammenhang mit der Verdauung der unter ihren Mündungen vorbeigleitenden Nahrung stehen, ist kaum zu bezweifeln. Vielleicht stellt es sich heraus, daß sie als eine Art Schleimdrüsen funktionieren.

Welches ist nun die Bedeutung der beiden Hypopharynxbürstchen samt ihren Gängen?

Diese Frage ist nur im Hinblick auf die Biologie der Ameisengrillen zu lösen. Wir sind der Ansicht, daß die beiden gekrümmten, mit Borsten besetzten Platten Bürstchen im wahren Sinne des Wortes sind, die dazu dienen, die fetten, öligen Sekrete der Haut ihrer Wirte, auf welche es die Grillen bei ihrer Lecktätigkeit abgesehen haben, abzubürsten. Hilzheimer (1905) hat bei seinen Untersuchungen über den Hypopharynx der Hymenopteren bei *Vespa* und *Polistes* auf der Oberseite des Hypophyrynx zwei dachförmig zueinander geneigte »scheuklappenähnliche Gebilde« gefunden, die mit kräftigen Borsten besetzt sind und deutet sie wohl ganz treffend als eine Art »Raspel« zur Bearbeitung des Holzes. In den Leckbürstchen von *Myrmecophila* haben wir ähnliche Gebilde vor uns. Es war bereits erwähnt worden, daß die Borsten in Querreihen angeordnet und — ihrem Zweck entsprechend — steil nach vorn (oralwärts) gerichtet seien. Die Anordnung der Muskulatur bildet eine weitere Stütze unsrer Annahme. In Textfig. 2 ist versucht worden, schematisch ihren Verlauf klarzulegen. Es zeigt sich zunächst, daß die Hypopharyngealmuskulatur in engem Zusammenhang mit dem Tentorium des Schädels steht — was Hilzheimer (l. c.) unbeachtet läßt. Das Tentorium hat bei *Myrmecophila* die Gestalt einer Lyra. Von der das Foramen magnum halbseitig begrenzenden Basis (*bas.tent.*) gehen zwei divergierende Äste aus, die Mandibelwurzel und Clypeusstützen (*r.lat.tent*). Zwischen beiden ragt ein medianer Zapfen hervor, der ausschließlich der Insertion wichtiger Muskeln dient (*pr.tent*). Von ihm breiten sich zunächst — wie Fig. 7 (Taf. XXII) zeigt — fächerförmig Radiärmuskeln aus, die zur Erweiterung des Oesophagus dienen. Der Zapfen selbst verlängert sich in eine mediane Sehne, die sich in ein Bündel zur Oberseite des Hypopharynx führender und dort ungefähr in der Gegend der Querbrücke inserierender Muskeln auflöst (Textfig. 2 und Taf. XXII, Fig. 7 *m.hyp.med*). Rechts und links von diesem medianen Muskelbündel verlaufen zwei äußere (*m.hyp.ext*), die von den Seitenteilen der Tentorialbasis ausgehen und im Hypopharynx jederseits an dem hinteren, verbreiterten Teil der als Versteifung dienenden »Gabeläste« inserieren. Von beiden Ästen ziehen sich außerdem Muskeln nach dem median zwischen Hypopharynx und Labium mündenden Ausführungsgang der Speicheldrüsen, die zum Öffnen derselben



Textfig. 2.

M. acervorum. Kopf von der Unterseite; die linke Mandibel und die rechte Maxille sind entfernt, ebenso die rechte Hälfte des Labiums, um den Zusammenhang der Hypopharynxmuskulatur mit dem Tentorium zu zeigen. *bas.tent*, Basalstück des Tentoriums; *clyp*, Clypeus; *dt.sal*, Ausführungsgang der Speicheldrüsen; *for.m*, Foramen magnum, *furc.hyp*, Hypopharyngealgabel; *gal*, Galea; *gl*, Glossa; *labr*, Labrum; *lac*, Lacinia; *md*, Mandibel; *m.hyp.ext*, äußerer Hypopharyngealmuskel; *m.hyp.md*, medianer H.-M.; *m.dt.sal*, Öffnungsmuskel des Speichelganges; *ment*, Mentum; *m.lab*, Labialmuskel; *pr.tent*, mittlerer Tentorialzapfen; *pen.hyp*, »Bürstchen«; *plp.lb*, Palpus labialis; *pgl*, Paraglossa; *plp.mx*, Palpus maxillaris; *plpf*, Palpifer; *r.lat.tent*, Seitenast des Tentoriums; *s.ment*, Submentum. 100 : 1.

dienen (*m.sal*). Die beiden äußeren Muskelzüge, die allem Anscheine nach als Antagonisten zu dem medianen Zungenmuskel aufzufassen sind, sind völlig zu trennen von der Labialmuskulatur. Das Labium wird — von gleichfalls am Tentorium inserierenden Muskeln — für sich bewegt (*m.lab*). Die Zunge ist ein völlig selbständig bewegtes Organ.

Daß die Bürstchen sich auf der Unterseite der Zunge — wenn auch dorsalwärts gekrümmt — befinden, wird nun nicht mehr befremdlich erscheinen, da die Anordnung der Muskulatur eine wirksame Vorwärtsbewegung der Zunge sehr wohl möglich macht. Die Oberseite der Zunge ist — wie Fig. 7 (Taf. XXII) zeigt — in ihrem vorderen Teile von zarten, nach hinten leicht gebogenen Sinneshaaren besetzt (*cil.sens*). Ein vom Unterschlundganglion zu der — abgelösten — Hypodermis der Zungenspitze führender Nerv (*ne.hyp*) dürfte zu ihrer Innervierung dienen. Die Oberseite der Zunge kommt also bei der Lecktätigkeit auf keinen Fall in Frage. Lag in der Stellung der Bürstchen anfangs eine gewisse Anomalie, so in jenen bereits beschriebenen Gängen erst recht. Allein betrachtet man sie im Zusammenhang, so scheint eine Deutung ihrer Funktion weniger Schwierigkeiten zu machen. Die beiden Gänge münden, wie erwähnt wurde, ventral genau in der Mitte des Vorderrandes der Bürstchen, dorsal rechts und links — nahe beieinander — der Mittellinie (Taf. XXII, Fig. 8). Sie müssen daher notwendig mit den Leckbürstchen selbst funktionell zusammenhängen, und es liegt nahe, anzunehmen, daß durch die beiden Gänge das in den Bürstchen gestaute und wie von einem Filz festgehaltene ölige Sekret dorsalwärts aufgesaugt und seinem eigentlichen Bestimmungsort, dem Pharynx bzw. dem Oesophagus, zugeführt wird. Ob dabei die Höcker, auf welchen die Gänge münden, in die Graben gepreßt werden, oder wie sich überhaupt dieser merkwürdige Vorgang vollzieht, wird kaum exakt festzustellen sein[1].

---

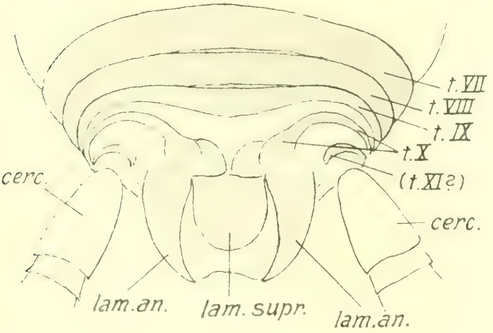
[1] Leider sind mir erst nachträglich zwei Arbeiten ENDERLEINS bekannt geworden, in denen sich bei Copeognathen zwei, den Gängen von *Myrmecophila* ähnliche Gebilde beschrieben finden. Die von mir als Lobi laterales bezeichneten Seitenlappen des Hypopharynx sind auch bei Copeognathen deutlich als zwei ellipsoide Gebilde (Paraglossen ENDERLEINS) vorhanden. Jede Paraglosse wird von einem Chitinfaden durchzogen, der zunächst auf der Unterseite von hinten nach vorn zu verläuft, an der Spitze dorsalwärts umbiegt und, sich nach hinten wendend, sich mit dem Nachbarfaden zu einem unpaaren Ast vereinigt, der anscheinend mit dem Tentorium verbunden ist. ENDERLEIN sagt nichts darüber, ob es sich um beiderseits offene Gänge handelt; er faßt (im Gegesatz zu BURGESS, der die Paraglossen als Zungendrüsen, die Chitinfäden als Ausführungsgänge derselben deutet) die letzteren als Stützfäden des Hypopharynx auf. Ob die Gänge bei *Myrmecophila* als homologe oder sogar funktionell ähnliche Gebilde aufzufassen sind, erscheint mir zwar noch zweifelhaft; es ist jedoch nicht ausgeschlossen. — G. ENDERLEIN, 1) Zur Kenntnis amerikanischer Psociden. Zool. Jahrbuch. (Abt. f. Syst.) Bd. XVIII. 1903. 2) Die Copeognathen des indo-

Der Umstand, daß *Myrmecophila* ein so charakteristisches, durchaus an ihre Lebensweise angepaßtes Organ besitzt, beweist, daß es sich bei ihr um ein tief eingewurzeltes symbiotisches Verhältnis handelt, das dem der symphilen Insekten mit ihren zahlreichen sinnvollen Anpassungskomplexen an phylogenetischer Dauer und an Kompliziertheit wenig nachstehen dürfte.

II. Das Chitinskelet.

1. Die Segmentierung des Abdomens und die Cerci.

Vom Chitinskelet sind nur das Abdomen und die Legescheide einer eingehenderen Betrachtung unterzogen worden, weil sie in mancher Beziehung interessante Verhältnisse darbieten und zum Teil eine Bestätigung der wichtigen Ergebnisse Heymons' (1895, 1896, 1899) an Orthopteren enthalten. Das Abdomen der Imago (♀) zeigte folgende Verhältnisse: An die drei Thoracalsegmente schließen sich zehn deutliche Abdominalsegmente. Das fünfte bis neunte Tergit ist ziemlich schmal. Das achte und neunte Tergit entsendet pleuralwärts jederseits eine sattelförmige Verlängerung (Textfig. 23), welche Anlehnung an die Legescheide sucht; sie soll später für sich besprochen werden. Das zehnte Tergit zeigt etwas andre Formen als die vorausgehenden (Textfig. 3 *t. X*). Es ist median gespalten und besteht aus einem breiteren Mittelstück und zwei schmalen seitlichen Spangen, die durchaus den entsprechenden Tergitteilen der Vorsegmente gleichen. Das breite Mittelstück wurde nie in enger Verbindung mit dem neunten Tergit angetroffen, sondern lehnte sich stets an die Lamina supraanalis (die über dem Anus liegende Platte der drei Laminae anales) an (*lam.supr*). Zwischen dem stark gekrümmten zehnten Tergit und der Basis des Cercus liegt jedoch, völlig isoliert und gänzlich unverbunden mit beiden, ein kleines,



Textfig. 3.

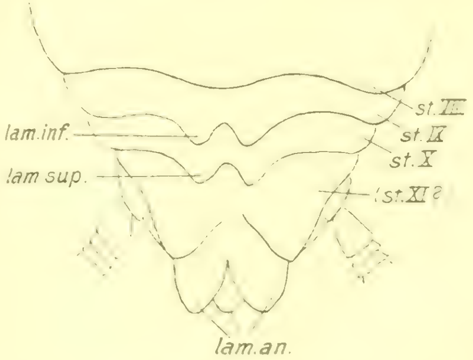
Das Ende des Abdomens einer erwachsenen Form von der Rückenseite. *cerc*, Cercus; *lam.an*, Laminae (sub-)anales; *lam.supr*, Supraanalplatte; *t*, Tergit; (*t. XI*), Restbestandteil eines elften Tergites (?). 30 : 1.

---

australischen Faunengebietes. Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici. Bd. I. 1903.

mondsichelförmiges Chitinstück, das seiner Lage nach ein Restbestandteil des im übrigen eingeschmolzenen elften Tergits zu sein scheint. HEYMONS (1896) bemerkt, daß nur bei jugendlichen Individuen von *Gryllus* die Cerci noch hinter dem zehnten Tergit ständen, daß sie jedoch später in dessen Bereich einrückten (weshalb sie von andern Forschern als diesem zugehörig angesehen wurden). Bei *Myrmecophila* bleiben die Cerci dauernd vom zehnten Tergit getrennt.

Die Cerci selbst sind im Vergleich zu denen aller übrigen Grylloideen außerordentlich lang und kräftig, eine Erscheinung, die, genau wie die Verdickung der Antennen, aus der auf beständigen Kontakt mit ihren Wirten gerichteten Lebensweise zu erklären ist. Sie sind völlig unbeweglich und werden nahezu senkrecht zur Körperachse etwas schräg aufgerichtet getragen (Taf. XXII, Fig. 1). Die Zahl der Sternite beträgt bei der weiblichen Imago acht, bei der männlichen neun; beim Weibchen ist dementsprechend das achte, beim Männchen das neunte (Abdominal-)Sternit zur Lamina subgenitalis umgebildet (Textfig. 23 und 19). Während die Sternite des ♂ stark muldenförmig gekrümmt und deutlich voneinander abgesetzt sind, erscheinen sie bei einem reife Eier enthaltenden ♀ sehr flach und undeutlich konturiert. Die beim ♂ sehr kurzen Pleuren sind beim ♀ mächtig ausgedehnt, so daß jene charakteristische tönnchenförmige Gestalt entsteht, die die Systematiker zu der Bezeichnung »stark gewölbt« veranlaßte.

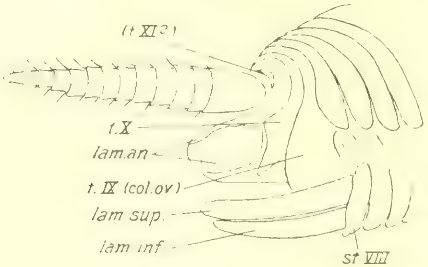


Textfig. 4.

Weibliche Jugendform nach der zweiten Häutung von der Bauchseite. *lam.inf.* Anlage des unteren Scheidenpaares; *lam.sup.* Anlage des oberen Scheidenpaares; *lam.an.* Laminae anales; *st.* Sternit. 60 : 1.

Anders liegen die Verhältnisse bei der weiblichen Larve kurz nach der zweiten Häutung (jugendliche »mittlere« Form) (Textfig. 4): neuntes und zehntes Sternit sind durchaus dem achten (künftige Subgenitalplatte) ähnlich gestaltet. Median wölbt sich jedoch auf beiden ein Paar analwärts gerichteter Höcker hervor, aus denen später die oberen und unteren Scheidenpaare des Ovipositors hervorgehen. Wie bei *Gryllus* (HEYMONS 1896), so entstehen auch bei *Myrmecophila* die Legescheiden aus sekundär (nach der zweiten Häutung) auftretenden

Hypodermiswucherungen. Hinter dem zehnten Sternit sind zwei ziemlich deutlich abgesetzte dreieckige Zipfel zu erkennen, so daß man die hinter ihnen liegenden Analplatten tatsächlich als Bestandteile eines zwölften (Anal-) Segments ansehen muß, wie Heymons durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen dargetan hat. Ob freilich diese beiden Zipfel als — später verschwindende — Sternitanlage des elften (Cercal-) Segmentes zu betrachten sind, konnte nicht festgestellt werden. Mit dem Sprossen der Legescheiden tritt eine völlige Verschiebung des Abdominalendes ein (Textfig. 5). Obere und untere Scheiden schieben sich als vier gleichgestaltete Zapfen übereinander, die beiden Zipfel verschwinden, und nur die Bestandteile des zwölften Segments verbleiben als Analplatten. Bei der geschlechtsreifen Form spannt sich zwischen Analplatten und Legescheide eine dünne Haut, an der keinerlei Begrenzungen mehr zu unterscheiden sind.

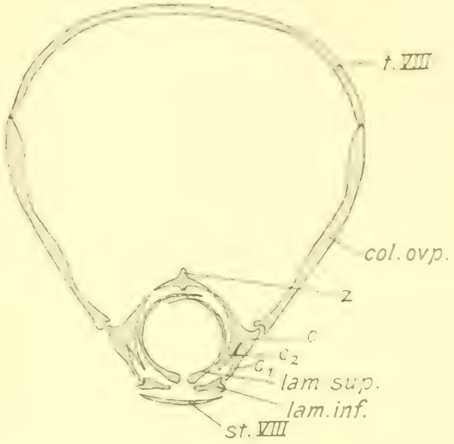


Textfig. 5.

Weibliche »mittlere Form« von der Seite. *t*, Tergit; *col.ov.* Anlage des »Stäbchens« der Legescheide; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 4. 40 : 1.

2. Die Legescheide.

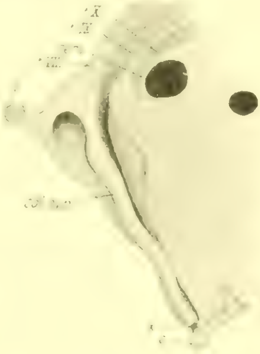
Die Legescheide weicht in ihrer äußeren Form sehr von dem stachelförmigen, schlanken Gebilde andrer Gryllodeen (*Gryllus*) ab. Der Zusammenhang zwischen Gestalt und Funktion zeigt sich auch hier deutlich ausgeprägt: Der dünne Legestachel der Grylliden wird tief in die Erde gebohrt und wird nur von verhältnismäßig kleinen und länglichen Eiern passiert. *Myrmecophila* legt dagegen ihre Eier auf den Erdboden ab — wenigstens *M. acervorum* —, und die Eier selbst sind so groß, daß nicht mehr wie zwei reife Eier in dem dadurch beträchtlich erweiterten Abdomen Platz haben (Taf. XXIII, Fig. 17 und Textfig. 12). Diesen Verhältnissen entspricht der Bau der Legescheide durchaus: sie ist entsprechend kurz und dick und sehr erweiterungsfähig. Von besonderem Interesse ist die bereits oben erwähnte Anlehnung der Legescheide an das achte und neunte Tergit, die der Legescheide gegenüber mechanisch eine ähnliche Aufgabe zu erfüllen hat wie die Pleurapophysen des Thorax den Beinen gegenüber. Brunner v. Wattenwyl (1876) spricht bei Gryllodeen von einer »hornigen Seitenplatte, welche sich rechts und links an die Basis der oberen Scheiden anlegt« und faßt sie als verdickte Pleuralhäute auf. PEYTOUREAU (1895) beschreibt bei *Periplaneta* zwei ähnliche Gebilde, die er als »baguettes« bezeichnet, die jedoch nach seiner Ansicht nicht den Seitenhäuten des neunten Segments entsprechen. Er bemerkt ferner, daß diese »Stäbchen« sich an das achte und neunte Tergit, besonders an die hintere Kante des ersteren, anlegen.



Textfig. 6.

Schematischer Querschnitt durch den basalen Teil der Legescheide. *st.VIII*, Subgenitalplatte; *t.VIII*, achtes Tergit; *col.ovp.*, »Stäbchen«; *lam.sup.*, *lam.inf.*, obere und untere Valvenpaare; *c*, c_1, c_2, Verbindungsstück zwischen Columella und Legescheide; *z*, unpaares mittleres Verbindungsstück, das die paarigen Angelstücke (*c*) verbindet. 25 : 1.

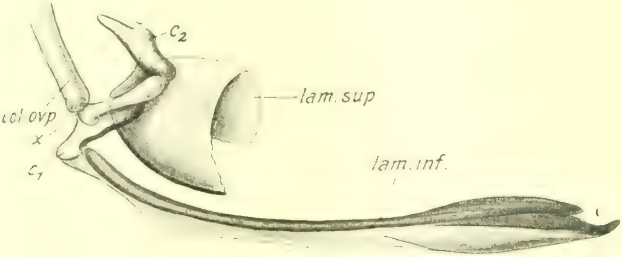
Bei *Myrmecophila* sind die als »Stäbchen« zu bezeichnenden Teile von beträchtlicher Länge, jedoch nur bei der tönnchenförmig gestalteten Imago (Textfig. 6 und 23 *col.ovp*). Die schlanken mittleren Formen mit halb entwickelter Legescheide lassen, bei stark gebogenen Sterniten und kurzen Pleuralhäuten, nur eine geringe Verlängerung des neunten Tergits erkennen. Erst beim völlig erwachsenen Tier sieht man, daß achtes und neuntes Tergit sich beide an der Bildung des Stäbchens beteiligen. Eine Betrachtung von der Innenseite lehrt, daß die Festigung nicht nur in einer bloßen sattelförmigen Verlängerung der rechts- und linksseitigen Tergithälften besteht, sondern daß ihr auf der Innenseite eine apophysenähnliche Verdickung entspricht, so daß die Bezeichnung »Stäbchen« (Columella ovipositoris) hier sehr gerechtfertigt erscheint (Textfig. 7). Mit einem Zapfen (*y*) schiebt sich das »Stäbchen« nach Art der Processus uncinati der Vogelrippen unter das siebente Tergit.



Textfig. 7.

Das »Stäbchen« (Verbindung des achten und neunten Tergites mit der Legescheide) von der Innenseite. *z*, Verbindungsstück des Stäbchens mit der Legescheide; *cerc*, Cercus; *col.ovp.*, »Stäbchen«; *t*, Tergit; *y*, »Processus uncinatus« des Stäbchens, der sich unter das siebente Tergit schiebt. 30 : 1.

Die Verbindung mit der Legescheide wird durch zwei etwas kompliziert gebaute Angelstücke bewirkt, die wiederum gegeneinander bewegt werden können (Textfig. 8 c_1, c_2). Das im Stäbchen unmittelbar articulierende Stück (c_1) ist mit der unteren Scheide (*lam.inf*), das andre (c_2) mit der oberen Scheide verbunden. Die Legescheide selbst besteht aus zwei Valvenpaaren. Die bei *Gryllus* vorhandenen sog. accessorischen Scheiden fehlen völlig. Die unteren Scheiden sind kürzer als die oberen und legen sich im Ruhezustand bis zu $^2/_3$ ihrer Länge aneinander (Taf. XXII, Fig. 9). Die oberen Scheiden bilden die eigentliche Röhre, in welcher das Ei ins Freie gleitet und bedingen durch ihre beträchtliche Ausdehnung die charakteristische gedrungene Gestalt des Ovipositors. Mit ihren unteren, verdickten Kanten legen sie sich an die äußeren Kanten der unteren Scheiden an; an sie schließen sich die häutigen Halbcylinder, die sich dorsalwärts übereinander schlagen und damit eine, der Eigröße entsprechende Erweiterungsfähigkeit involvieren. Zu erwähnen ist endlich noch ein unpaares Stück, das an der dorsalen Basis der Legescheide eine Querbrücke zwischen den beiden Gelenkstücken der Columellen bildet (Textfig. 6 *z*).



Textfig. 8.

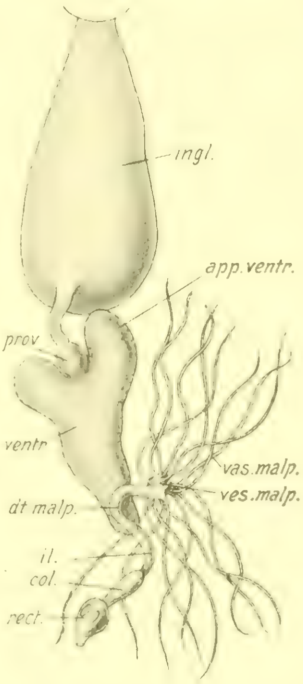
Gelenkige Verbindung des »Stäbchens« (*col.ovp*) mit den oberen (*lam.sup*) und unteren (*lam.inf*) Valven der Legescheide. c_1 und c_2 Verbindungsstücke, x Gelenkhöcker des Stückes c_1. 40 : 1.

III. Das Darmsystem.

1. Allgemeines über den Bau des Verdauungstractus.

Im biologischen Teil wurde bereits auf die verschiedenen Formen der Ernährung hingewiesen, und im vorhergehenden Kapitel die mit der Ernährung zusammenhängenden Hypopharyngealbürstchen beschrieben. Es wird daher nun die Frage von Interesse sein, ob der Verdauungstractus entsprechend dieser sonderbaren Ernährungsweise etwaige Eigentümlichkeiten zeige.

Der Darmkanal repräsentiert im allgemeinen durchaus den typischen Gryllodeendarm, d. h. er läßt deutlich eine Einteilung seiner Abschnitte in Oesophagus und Kropf, Kaumagen, Mitteldarm und Enddarm, welch letzterer die Malpighischen Gefäße aufnimmt, erkennen (Textfig. 9). Wenn man den Darm in toto herauspräpariert, so fällt zunächst die außerordentliche Länge des Kropfes und des Mitteldarmes gegenüber dem kurzen Enddarm auf. Während z. B. der Darm von *Gryllus campestris* in seinem Verlauf zwei Schleifen bildet, erstreckt sich der Darm von *Myrmecophila* ziemlich gerade bis zum Ende des Mitteldarmes und macht erst in seinem letzten Teile einen steilen Bogen. Der Enddarm wurde einer eingehenderen Untersuchung nicht gewürdigt. Es genüge, auf folgendes hinzuweisen: Die drei Abschnitte, in welche der Enddarm zerfällt, prägen sich äußerlich durch ihre verschiedene Stärke aus, insofern, als das dem Mitteldarm sich anschließende Ileum (*il*) der dünnste, das Rectum (*rect*), welches mit den typischen sechs Rectaldrüsen ausgestattet ist, den stärksten Teil repräsentiert. Das ganze Proctodäum erweist seine ektodermale Natur durch einen gleichmäßigen Chitinbelag, der die in unregelmäßigen Längsfalten angeordneten Epithelzellen des Ileums und Colons, sowie das Rectum bekleidet. Genau an der Vereinigungsstelle von Mittel- und Enddarm mündet der Sammelkanal der Malpighischen Gefäße (*dt.malp*), der nach Bordas (1902) ein nur den Gryllodeen zukommendes Organ ist; er weist im Querschnitt sechs nach der Mitte zu vorspringende Falten auf, die gleichfalls mit einer chitinigen Intima bedeckt sind, und ist von einer kräftigen Ringmuskulatur umgeben. Die von Bordas als »vessie urinaire« oder »réservoir collecteur« bezeichnete Sammelblase, in welche die Malpighischen Gefäße einmünden, zeigt histologisch eine ähnliche Beschaffenheit



Textfig. 9.

Darmtractus von *M. acervorum*. *app.ventr*, Blindsäcke des Ventrikels; *col*, Colon; *dt.malp*, Ausführungsgang der Malpighischen Gefäße; *ingl*, Kropf; *il*, Ileum; *prov*, Proventrikel (Kaumagen); *rect*, Rectum; *ventr*, Ventrikel (Mitteldarm); *vas.malp*, Malpighische Gefäße; *ves.malp*, Sammelblase der Malpighischen Gefäße. 40:1.

wie diese selbst, von denen in der Mehrzahl der Fälle nur 15—20 zu zählen waren.

2. Der Oesophagus.

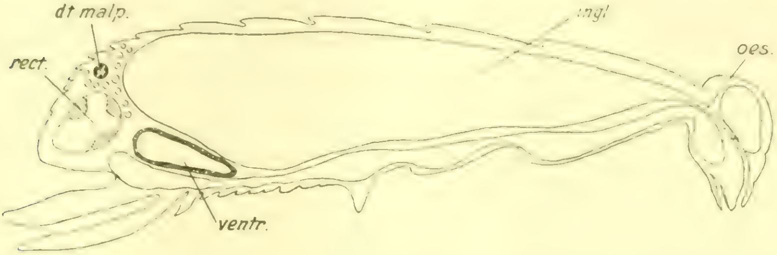
Bei den meisten Orthopteren, auch bei den Gryllodeen, kann man am Vorderdarm den eigentlichen Oesophagus vom Kropf (ingluvies) unterscheiden, welch letzterer eine mehr oder weniger ausgedehnte, blasig aufgetriebene Anschwellung des ersteren repräsentiert, die nach einer plötzlichen kanalartigen Verengung in den Proventrikel oder den sog. »Kaumagen« übergeht. Während PLATEAU (1874) sagt, daß zwischen Oesophagus und Kropf, deren Chitinintima mit nach dem Proventrikel gerichteten Zähnchen besetzt sei, kein merklicher Unterschied bestehe, hebt PETRUNKEWITSCH (1899 und 1900) bei *Periplaneta* und *Blatta* gerade hervor, daß der Kropf jener Bezahnung des Oesophagus entbehre.

Bei *Myrmecophila* kann höchstens das vor dem Foramen magnum liegende Vorderarmstück als Oesophagus im engeren Sinne bezeichnet werden, da es sich histologisch von dem gesamten hinter ihm liegenden Abschnitt unterscheidet. Eine Grenze zwischen dem Epithel der Mundhöhle und dem des Oesophagus läßt sich nicht ziehen; beide sind von kubischen Epithelzellen und, bis einerseits zum Epipharynx, anderseits zum Hypopharynx, von einer gleich starken glatten Cuticula ausgekleidet (Taf. XXII, Fig. 7). Zum Unterschied von andern Orthopteren ist hervorzuheben, daß weder der Oesophagus noch der Kropf eine Spur von Bewaffnung in Form von Häkchen oder Börstchen aufweist. Auf Querschnitten erkennt man, daß der Oesophagus vier bis sechs weit ins Lumen vorspringende Längsfalten besitzt, in welchen kräftige, zur Erweiterung des Lumens dienende, radiär verlaufende Muskeln inserieren, von denen namentlich die der Unterseite auffallend sind, weil sie sich fächerförmig von dem bereits in Kap. I Abschnitt 3 erwähnten unpaaren Tentorialzapfen ausbreiten.

3. Der Kropf (ingluvies).

Sofort nachdem der Darm den Kopf verlassen hat, platten sich seine Epithelzellen ab, und der Oesophagus erweitert sich zu einer äußerst zarthäutigen, elastischen Blase, dem Kropf oder Ingluvies, der im gefüllten Zustand gewaltige Dimensionen annehmen und sich bis ins vierte und fünfte Abdominalsegment erstrecken kann (Textfig. 10). Im ungespannten Zustand zeigt er, namentlich in seinem vorderen

Teile, eine größere Zahl feiner Längsfalten, in welchen Längsmuskelfäden verlaufen. Außerdem ist eine sehr spärliche Ringmuskulatur zu bemerken. Die sehr dünne und homogene Cuticula trifft man meist im abgelösten Zustand an. Der Kropf setzt sich nicht am axialen Ende, sondern mehr seitlich in den zum Kaumagen führenden Kanal fort, der seinerseits durch sechs regelmäßige, mit einer kräftigen Cuticula bedeckte Längsfalten charakterisiert ist.

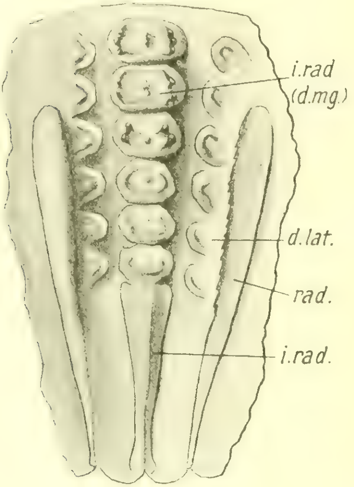


Textfig. 10.

Medianer Längsschnitt durch eine »mittlere Form« (St. V) mit stark ausgedehntem Kropf (*ingl*). *oes*, Oesophagus. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 9. 60 1.

4. Der Proventrikel.

Der Proventrikel von *Myrmecophila* zeigt in seinem Aufbau durchaus die typischen Merkmale des Kaumagens der Gryllodeen, wie er von Graber (1869) und Wilde (1877) beschrieben wurde. Er hat, wenn man ihn isoliert, rundlich birnenförmige Gestalt; das stumpfe Ende zeigt nach dem Kopf, das sich verjüngende nach dem Chylusdarm. Auf dickeren Querschnitten, die senkrecht zur Längsachse geführt werden, zeigt er deutlich seinen sechsstrahligen Bau. Zunächst ragen ins Innere vor sechs Radien (*rad*) — um die Wildeschen Bezeichnungen beizubehalten —; das sind erhabene Leisten, die sich, etwas hinter dem oralen Magenpol beginnend, bei *M. formicarum* bis nahezu an den entgegengesetzten Pol hinziehen (Textfig. 11), bei *M. acervorum* jedoch bereits hinter der Mitte verflachen und dann undeutlich werden. Auf ihrer Firste ist die Cuticula unregelmäßig gesägt. Die Zähne sind nach dem Mitteldarm gekehrt; sie konnten nur im vorderen Teil des Proventrikels nachgewiesen werden. Genau in der Mitte zwischen diesen Leisten stehen die eigentlichen Zahnreihen oder Interradien, die ihrerseits wieder aus dem Interradius im engern Sinne, der die großen Zähne trägt, bestehen und den beiden Nebenzahnreihen, die die kleinen Zähne tragen (*i.rad*, *d.lat*). Diese Zahnreihen, die gerade bei Gryllodeen eine sehr zierliche und komplizierte Ausbildung besitzen, fallen bei *Myrmecophila* einerseits durch die geringe Zahl der Zähne in jeder Vertikalreihe, anderseits durch die Einfachheit ihrer Chitinarmierung auf. Während bei *M. formicarum* sechs Zähne in einer Vertikalreihe zu zählen waren, konnten bei *M. ochracea* und *M. nebrascensis* nur fünf, bei *acervorum* nur vier deutliche Zähne festgestellt werden. Textfig. 11 zeigt, daß die Zähne von vorn nach hinten niedriger und stumpfer werden. Während die Zähne der Nebenzahnreihen die Form eines radiär gestellten Kegels haben und kaum die Höhe der Radien erreichen, zeigen die großen Zähne eine mittlere und zwei seitliche Erhebungen — wenigstens die drei vordersten in jeder Vertikalreihe —, so daß man auf Querschnitten sowohl zweispitzige, als einspitzige und rundliche Gebilde erblickt. Nach dem letzten Zahn springen die Interradien als sechs Leisten zwischen den sechs Radien ins Lumen vor, die letzteren jedoch überragend, bis schließlich in dem letzten, in den Chylusdarm hineinragenden Teil nur noch die Interradien als sechs Wülste zu erkennen sind. Der ganze Kaumagen besteht aus einem einschichtigen Epithel, dem eine Cuticula aufliegt. Wie sich auf dünnen, 4 bis 5 μ dicken Querschnitten zeigt, ist diese Cuticula von verhältnismäßig geringer Stärke, wenn man die kräftigen Chitinpanzer andrer Orthopteren in Betracht zieht (Taf. XXIII, Fig. 10 *ct*). Sowohl die mittleren als die beiden seitlichen Vorsprünge der großen Zähne zeigen mehrere kurze, abgestumpfte Dornen, die ihnen aufsitzen, außerdem sind sowohl Radien wie Interradien mit steifen Borsten besetzt, jedoch nur, wo sie seitlich aneinander stoßen. Der dem Lumen zugekehrte Teil der Cuticula ist am stärksten, die seitlichen und namentlich die basalen Partien schwächer.



Textfig. 11.

M. formicarum. Ein Teil der Kaumagenwand aufgeschnitten und ausgebreitet. *d.lat*, Nebenzahnreihe des Interradius; *i.rad*, Hauptzahnreihe des Interradius; *rad*, Radius. 150 : 1.

Von besonderem Interesse ist die Muskulatur des Kaumagens, die aus einem zweifachen System von Muskeln besteht, nämlich einerseits aus einem kräftigen Ringmuskel, anderseits aus radialen Muskelfasern, die in den großen Zähnen der Interradien inserieren. (Letztere wurden von WILDE [1877] fälschlicherweise für Bindegewebe gehalten.) Man kann diese Muskelzüge jedoch nicht »radiär« nennen, da sie einen sehr eigentümlichen Verlauf nehmen. Wenn man nämlich den Kaumagen flächenhaft anschneidet (Taf. XXIII, Fig. 12), so sieht man, daß sie nach dem Verlassen der großen Zähne sich gabeln und, nach dem oralen Magenpol divergierend, unter den Radien ihren Anfang nehmen, wo sie mit den Muskeln des nachbarlichen Interradius in einem spitzen Winkel zusammentreffen. Auch im großen Zahn bleiben die von rechts und links kommenden Muskeln getrennt. Auf Längsschnitten zeigt sich, daß sie im Bogen nach der Hinterfläche des Zahnes verlaufen (Taf. XXIII, Fig. 11 *m.dent*), und auf Querschnitten, daß jeder der beiden Muskelzüge sich strahlig ausbreitet und, sich in feine Sehnen auflösend, an der Cuticula des Zahnes angeheftet ist (Taf. XXIII, Fig. 10).

Ob diese merkwürdige Anordnung der Muskulatur allgemein beim Gryllodeen-Proventrikel vorhanden ist, entzieht sich meiner Beurteilung. PACKARD (1903) gibt — nach NEWPORT — ein dreifaches Muskelsystem (Ring-, Längs- und Radiärmuskeln) an, es ist wahrscheinlich, daß auch bei andern Formen Längs- und Radiärmuskeln den hier geschilderten Zusammenhang haben.

Seit PLATEAU (1874) sind viele Forscher der Ansicht, daß der Proventrikel nicht der Trituration diene, sondern nur ein »Hemm- und Filtrierapparat« oder ein bloßes Ventil sei, obgleich man seltsamerweise dem homologen Organ bei Crustaceen, besonders bei den Decapoden, jene Funktion zuschreibt und nur den Borstenbesatz als Reuße anspricht, die den Rückstoß der Nahrung verhindere. Ferner wies CUÉNOT (1895) die bereits von SCHNEIDER, ADLERZ u. a. beschriebene sog. »peritrophe Membran« für alle von ihm untersuchten Orthopteren nach, für Forficuliden, Grylliden und Acridier, außerdem sog. Oesophagealklappen (vier oder sechs), die sich an das »filtre oesophagien« anschließen und im Verein mit jener im Mitteldarm einen Trichter bilden sollen, durch dessen Lumen die festen Nahrungsbestandteile hindurchglitten, ohne die Mitteldarmwand zu berühren. CUÉNOT meint, daß dann der Verdauungs- und Sekretionsprozeß durch Diffusion stattfände.

Wir konnten bei *Myrmecophila* weder einen derartigen Klappenapparat, wie den von CUÉNOT beschriebenen, noch eine röhrenförmige peritrophe Membran nachweisen. Jene schon erwähnten sechs interradialen Wülste, die zwar ein kurzes Stück in den Mitteldarm hineinragen, und die bei Kontraktion des sie umgebenden Ringmuskels allerdings eine Art Röhre bilden, können nicht als ein derartiger Trichter aufgefaßt werden; sie können höchstens als eine Art Verschlußventil wirken. Welchen Sinn aber ein Sieb haben soll, das sowohl das Durchgeseihte als — wenn auch nachträglich — den Rückstand in dasselbe Gefäß — nämlich den Mitteldarm — schüttet, können wir nicht einsehen. PACKARD (l. c.) bemerkt zwar, daß die Membrana peritrophica bei Insekten mit flüssiger Nahrung fehle, jedoch fehlt sie nach CUÉNOT z. B. auch bei *Gryllotalpa*, wo diese Erklärung versagt. Es wäre daher auch verfehlt, bei *Myrmecophila* aus ihrem völligen Fehlen weitgehende Schlüsse zu ziehen. Hinsichtlich der Funktion des Proventrikels sind wir der Ansicht, daß sein Bau, vor allem die oben geschilderte Anordnung der beiden Muskelsysteme, zu der Annahme einer Art Kautätigkeit nötigt. Die paarigen Muskeln der großen Zähne sind nicht als Antagonisten des großen Ringmuskels aufzufassen, sondern es ist anzunehmen, daß sie in ähnlichem Sinne wie dieser wirken, indem sie in kontrahiertem Zustand die Zähne einer Vertikalreihe gegeneinander pressen, während der Ringmuskel die einer Querreihe gegeneinander drückt. Die ersteren dürften jedoch weiter auch zur Vorwärtsbewegung der Nahrungsbestandteile dienen, da ihre Kontraktion gleichzeitig ein Biegen der großen Zähne nach dem Mitteldarm zu bewirkt.

Obgleich nun jedoch alle Merkmale des typischen Kaumagens vorhanden sind, scheint uns doch die geringe Zahl der Kauplatten — sechs bis vier innerhalb einer Gattung —, die mäßige Stärke der Cuticula, sowie besonders die Stumpfheit der großen Zähne gegenüber den zackigen, oft bizarren Armierungen bei andern Gryllodeen (*Gryllus, Gryllotalpa, Nemobius*) darauf hinzudeuten, daß er seiner ursprünglichen Funktion — der Zerschrotung fester Kost (bei Gryllodeen Vegetabilien) — nicht mehr entspricht (vgl. Abschnitt 6 d. Kap.).

5. Der Mitteldarm (ventriculus und appendices ventriculares).

Der Mitteldarm hat von allen Abschnitten des Insektendarmes die Forscher am meisten beschäftigt, weil sich hier histologisch wie physiologisch die interessantesten Verhältnisse darboten.

Der Mitteldarm von *Myrmecophila* fällt äußerlich schon dadurch ins Auge, daß er nächst dem Ingluvies den größten Abschnitt des gesamten Darmtractus repräsentiert. An seiner äußeren Form fällt ferner im Gegensatz zum Ventrikel andrer Gryllodeen auf, daß die sog. Appendices ventriculares hier als ziemlich bauchige, kurze Ausbuchtungen auftreten, die ohne scharfe Begrenzung in den gleichfalls sehr geräumigen

Ventrikel übergehen. Nach dem After zu findet eine geringe Verengerung seines Lumens statt (Textfig. 9).

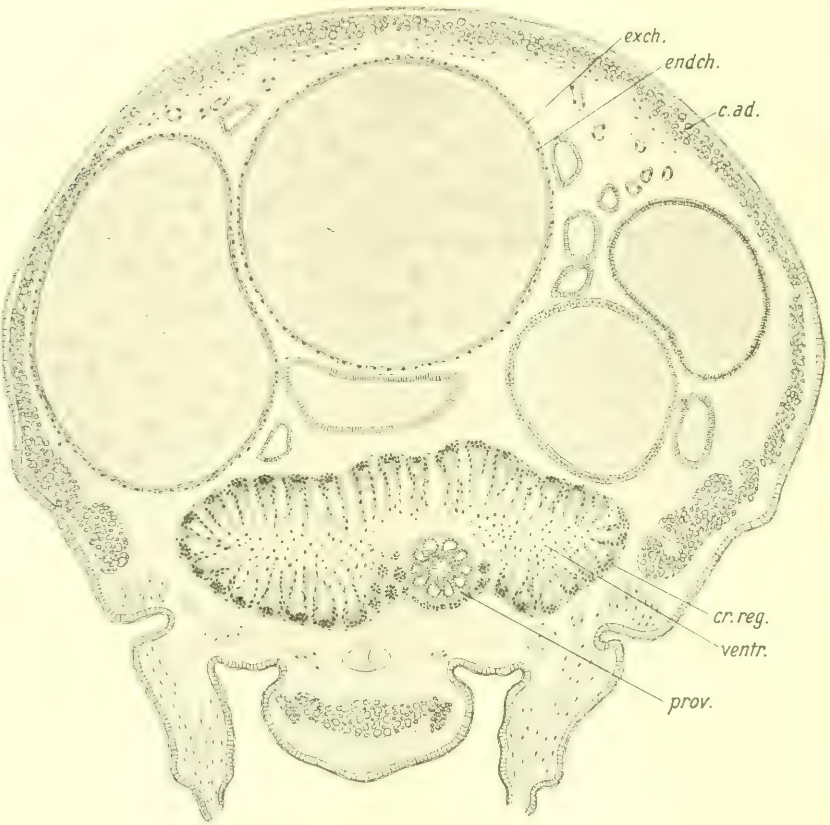
Man hat am Mitteldarm zwei Hauptstadien zu unterscheiden, ein Ruhestadium, das vorzugsweise der Absorption dient und ein Stadium der Zellauflösung, das ausschließlich der Sekretion dient; zwischen beiden sind stufenweise Übergänge zu beobachten. Im Ruhestadium wird der gesamte Mitteldarm von einem hohen Cylinderepithel gebildet (Taf. XXIII, Fig. 14). In regelmäßigen Abständen erblickt man zwischen ihnen die zuerst von Frenzel (1886) beschriebenen Regenerationskrypten, die in ihrem Bau gänzlich von den von Rengel (1898) und Deegener (1900, 1902) bei Coleopteren geschilderten Verhältnissen abweichen. Zunächst ist hervorzuheben, daß die Krypten die Anordnung des Mitteldarmepithels beherrschen, d. h. daß nicht, wie Frenzel es abbildet, die Krypten unter — an jenen Stellen niedrigeren — Epithelzellen liegen. Wir konnten vielmehr feststellen, daß Krypten und Epithelzellen einer gemeinsamen Basalmembran oder Stützlamelle (*bm*) aufsitzen. Die Krypten bilden auf der äußeren Oberfläche des Darmes flache Ausbuchtungen, denen die Stützlamelle straff anliegt, während sie in den Vertiefungen zwischen den Krypten gewellt und gefaltet erscheint. In diesen Vertiefungen allein sind die Epithelzellen mit ihrer Basis angeheftet, und von hier aus breiten sie sich in einem Strahlenbündel derart aus, daß die der Krypte angelagerten Zellen sich über dieser wie die Kelchblätter um eine Knospe zusammenbiegen und einander über dem Kryptenkopf berühren, während die mittelsten Zellen ziemlich aufgerichtet stehen und sich nur, wie alle andern, in ihrem distalen Teil etwas erweitern. In den Vertiefungen verlaufen auch die Muskelfasern, deren regelmäßiger Verlauf in Fig. 13 (Taf. XXIII) versinnlicht wird; es zeigt sich nämlich, wenn man den Mitteldarm flächenhaft anschneidet, daß die Krypten es sind, die eine eigenartige Anordnung der Muskelfasern bedingen. Diese bilden eine Art Geflecht um jene, das mit nichts besser verglichen werden könnte, als mit dem Geflecht eines Rohrstuhles, so, daß die Krypten — die als rundliche Kernhaufen erscheinen — den Löchern, die Muskelfasern den Rohrbändern entsprechen, welche einander in Winkeln von 60 bzw. 120 überkreuzen. Frenzel zeichnet die Krypten ohne Zellgrenzen, während Rengel den eigentlichen Regenerationsherd, der nur eine Anhäufung von Kernen darstellt, von der darüberliegenden Zone jugendlicher Epithelzellen unterscheidet (ebenso Deegener). Bei *Myrmecophila* finden sich diese für Coleopteren nachgewiesenen Verhältnisse — trotz aller sonstigen Abweichungen — bestätigt. Über dem eigentlichen Regenerationszentrum (Taf. XXIII, Fig. 14 *centr.reg*) liegen, es wie eine Glocke bedeckend, mehrere Schichten junger Epithelzellen, deren peripher gelegene in die den Krypten angelagerten Epithelzellen übergehen (*cell.adol*). Diese jungen Epithelzellen stoßen nicht an der Achse zusammen, sondern legen sich, schichtweise abwechselnd und bis zu einer feinen Spitze sich verjüngend, übereinander, so daß auf Schnitten das Bild einer Verzahnung entsteht. Diese Zellen sind es, die bei der noch zu beschreibenden Epithelabstoßung rosettenförmig aufblättern, um aufgerichtet das neue Darmepithel zu bilden. Auf keinem einzigen der zahlreichen danach durchmusterten Schnitte gelang es, in den Regenerationszentren Mitosen nachzuweisen, obwohl sie nach FRENZEL und andern eigentlich zu erwarten wären. Amitotische Kernbilder gelangten einige Male, jedoch nicht einwandfrei, zur Beobachtung. Der Irrtum FRENZELS, daß Amitosen in Epithelzellen vorkommen sollten — d. h. in reifen Epithelzellen —, wurde bereits von andern Forschern berichtigt. Gegenüber den kleinen Kernen der Kryptenzentren und den mittleren der jungen, noch verzahnten Epithelzellen, sind die des reifen Epithels von bedeutender Größe; sie sind von länglich eiförmiger Gestalt und von körnigem Chromatin mit größerem Nucleolus erfüllt. Das Plasma ist fein granuliert, jedoch sind die Granula fadig struiert. Nach innen wird das ruhende Epithel von einem hohen, ungemein zarten, Stäbchensaum (*marg.cil*) begrenzt. In einigen Fällen waren die SCHNEIDERschen sog. Desmochondren in Form einer Perlschnur feiner Punkte an der Basis der Stäbchen zu erkennen (*desm*) (SCHNEIDER 1902). Wie neuerdings RUSS (1908) wieder rügt, wird vielfach dieser Stäbchensaum mit der im vorigen Abschnitt erwähnten peritrophen Membran verwechselt, so auch von MARSHALL und SEVERIN bei Phasmiden (1906). Auf diese Weise erreicht man, daß schließlich in der Literatur drei verschiedene Dinge mit demselben Namen bezeichnet werden, denn außer dem schon erwähnten Trichter CUÉNOTS werden auch die schleimigen Hüllen, welche die Fäkalien umgeben, und in denen sie in den Enddarm ausgestoßen werden, als »peritrophische Membran« bezeichnet, obgleich diese Hülle den Namen einer Membran gar nicht verdient. Wir begnügen uns daher festzustellen, daß auch bei *Myrmecophila* derartige Pakete mit unverdaulichen Nahrungsresten in einigen wenigen Fällen beobachtet wurden. — Das Stadium des ruhenden Epithels ist weiter dadurch ausgezeichnet, daß sich unter dem Stäbchensaum häufig Vakuolen bilden; gewöhnlich findet man über jedem Zentrum, über den Kernen liegend, eine große und die nächste kleinere bereits darunter (Taf. XXIII, Fig. 14). In der Vakuole erkennt man einen feinkörneligen Inhalt, der ausgestoßen wird. Dazu wandert die Vakuole bis an den Stäbchensaum und bringt die Zellmembran zur Auflösung, wobei der Stäbchensaum völlig zerrinnt. Hiernach hat es den Anschein, daß resorbierende Funktion nur den aufrecht zwischen den Krypten stehenden Zellen zukommt, deren Stäbchensaum intakt ist und die sich nicht an der Vakuolenbildung beteiligen. CUÉNOTS Ansicht, daß der Stäbchensaum aus Chitinborsten bestehe, vermögen wir uns nicht anzuschließen, da damit seine Auflösung bei der Sekretion in Widerspruch steht.

Ein völlig verändertes Bild bietet der Mitteldarm dar, wenn sich sein Epithel im Prozeß der Zellauflösung befindet. Daß es sich dabei um sekretorische Vorgänge handle, war schon FRENZEL klar, er nahm jedoch an, daß einzelne Zellen aus ihrem — intakt bleibenden — Verbande ausgestoßen würden und zugrunde gingen, wie er auch nur einen einzigen Fall (Larve von *Cimbex*) abbildet. Die Aktion der Krypten und die Epithelabstoßung wurde von den Forschern, die sich mit ihnen beschäftigten, hauptsächlich während der postembryonalen Entwicklung studiert. Man vermißt vor allem die Angabe, wie oft die Abstoßung und Erneuerung des imaginalen Epithels stattfinde. Die Sekretion des Gryllodeenmitteldarmes wurde von LÉGER und DUBOSCQ (1900) an *Gryllus domesticus* und *campestris* studiert. Sie machen die Bemerkung, daß der Mitteldarm sich »oft« häute und stellen der »sekretorischen« Funktion des ruhenden Epithels eine »exkretorische« des sich auflösenden gegenüber.

Zunächst sei festgestellt, daß bei *Myrmecophila* der Sekretions- und »Exkretions«-Prozeß sich gleichmäßig im ganzen Mitteldarm — einschließlich der beiden Coeca — vollzieht, daß er also auch überall in denselben Stadien anzutreffen ist, wie ein Querschnitt durch Darm und Coeca an der Einmündung des Proventrikels zeigt (Textfig. 12). LÉGER und DUBOSCQ bemerken, daß nur die ventrale Region des tubulösen Teiles des Mitteldarmes sekretiere.

Der Prozeß der Zellauflösung scheint durch eine rege Vakuolenbildung eingeleitet zu werden. Das Plasma wird alveolär und durch die zahlreichen ausfließenden Vakuolen der Stäbchensaum völlig aufgelöst. Das Bemerkenswerteste ist jedoch, daß die Zellkerne an der beginnenden Plasmolyse durch eine Chromatolyse teilnehmen, wie auch LÉGER und DUBOSCQ erwähnen, ohne dieser Erscheinung jedoch Gewicht beizumessen. Man erblickt nämlich die Epithelzellkerne in verschiedenen Stadien durcheinander, entsprechend dem Grad der Plasmolyse der zugehörigen Zelle, d. h. völlig intakte Kerne mit großem

Nucleus neben solchen, bei denen die Chromatolyse eben beginnt, bis zu bloßen Chromatinfragmenten. Am charakteristischsten sind die Bilder, bei denen die chromatische Substanz scheinbar nach oben und unten ausfließt (Taf. XXIII, Fig. 15). Man sieht, wie sich hauptsächlich vom proximalen, dem Darmlumen abgekehrten, Kernpol ein verschwommener, verwaschener, sich mit Eisenhämatoxylin tiefblau färbender Streifen zieht, der sich bei nicht zu intensiverFärbung in einzelne dickere und dünnere Fäden auflöst. Diese Fäden kann man an einigen Stellen bis in das Kerninnere hinein verfolgen, wo man deutlich sieht, wie sie von einzelnen Chromatinkörnern ihren Anfang nehmen. Oft



Textfig. 12.

Querschnitt durch ein geschlechtsreifes Weibchen von *M. acervorum* mit zwei nahezu reifen Eiern. Das Mitteldarmepithel im Stadium der totalen Auflösung. *cr reg*, Regenerationskrypten; *c.ad*, Fettkörper; *endch*, Endochorion; *exch*, Exochorion; *prov*, hinterer Teil des Kaumagens; *ventr*, Mitteldarm. 80 : 1.

erblickt man sogar im Kern selbst einen länglichen Chromatinstreifen, der das beginnende »Ausfließen« anzudeuten scheint. In den Kernen, bei welchen die Chromatolyse weit fortgeschritten ist, ist das Chromatin feinkörniger, der ganze Kern chromatinärmer, wenn auch der Nucleolus noch intakt erscheint. Chromatinfragmente in Form dieser Streifung kann man in vorgerücktem Stadium beinahe in allen Zellen nachweisen, oft ziehen sie sich von der Zellbasis bis zu der sich bereits gänzlich auflösenden Spitze. Der Kern behält jedoch ziemlich lange seine Form bei, und man trifft in dem von Zellfragmenten angefüllten Darminnern häufig noch ganze Kerne — nur chromatinärmer —, die von einem schmalen Plasmahof umgeben sind (*n.diss*). LÉGER und DUBOSCQ beschreiben ähnliche Kernfragmente, teils mit, teils ohne Membran, ohne sie jedoch als solche zu betrachten, da sie nur von einer »Ähnlichkeit« mit einem zugrunde gehenden Kern sprechen und sie vielmehr als sekretorische Produkte des ruhenden Epithels ansprechen. Völlig unerklärlich erscheint uns jedoch die Bemerkung, daß diese »chromatinhaltigen Vakuolen« besonders häufig in den Krypten vorkämen. Das Zellplasma hat seine streifige Struktur, die es im ruhenden Zustande besitzt, völlig eingebüßt; es ist verschwommen körnelig und namentlich über den Kernen stark alveolär. Hier an den distalen Zellenden scheint teilweise ein Zusammenfließen des Plasmas zu erfolgen, während sich die Zellen am basalen Ende mehr und mehr verengen, so daß breite Zwischenräume zwischen ihnen entstehen. Zellgrenzen lassen sich nicht mehr wahrnehmen. Schließlich sitzen sie nur noch mit einem dünnen Stiel auf der während des ganzen Prozesses sich unverändert erhaltenden Stützlamelle auf (*cell.disc*). Während nun am distalen Pol die plasmatische Substanz gewissermaßen »abtropft«, durchsetzt mit Chromatinsubstanz von dem gleichfalls »ausfließenden« Kern, bleibt die Zelle noch gestielt, bis schließlich eine Abschnürung erfolgt und der Rest ebenfalls ins Darmlumen fällt. Nie konnten wir Fälle beobachten, in denen ein Herausdrängen einzelner Zellen durch Druck der Nachbarzellen erfolgt sei, wie sie LÉGER und DUBOSCQ abbilden; ebensowenig solche, in denen sich nur der Inhalt einer Zelle in den Darm ergossen hätte, da in jeder Zelle Chromatolyse stattfand und sie also dem Untergang geweiht war. Wir sind im Gegenteil der Ansicht, daß die Chromatolyse des Kernes insofern die Hauptrolle bei dem ganzen Auflösungsprozeß spielt, als sie ihn einleitet. Wenn man, wie LÉGER und DUBOSCQ, Bilder erhält, auf denen zwischen intakten Zellen mit Stäbchensaum sich solche befinden, die bereits ihr distales Ende abgestoßen haben, und deren Kern bereits ausfließt, so handelt es sich dabei um das Anfangsstadium eines Prozesses, dem alle Zellen zum Opfer fallen, nicht nur um diejenigen, die zufällig bei der Auflösung angetroffen wurden.

Offenbar erfolgt die Aufblätterung der Krypten erst nachdem der Auflösungsprozeß beendet ist, da einige Fälle zu beobachten waren, in denen der Stützlamelle — die, wie gesagt, während der Epithelabstoßung erhalten bleibt — in regelmäßigen Abständen die noch geschlossenen Krypten aufsaßen, während das gesamte Epithel bereits geschwunden war (Taf. XXIII, Fig. 16). Der Seltenheit entsprechend, mit der diese Bilder auf Schnitten erhalten wurden, darf angenommen werden, daß die Regenerationsknospen unmittelbar nach beendeter Abstoßung »aufblühen«.

Die Angaben darüber, wie oft das Mitteldarmepithel der Orthopteren aufgelöst und regeneriert werde, sind unsicher, da man nur aus der Häufigkeit der jeweiligen Stadien, in welchen das Mitteldarmepithel angetroffen wird, gewisse Schlüsse ziehen kann. Bei 25 Individuen zeigte sich, daß bei zehn von ihnen das Epithel sich in voller Auflösung befand, daß also der Mitteldarm erfüllt von Zellfragmenten war. Sieben Individuen zeigten ruhendes Epithel, bei acht hatte entweder der Auflösungsprozeß begonnen oder er war nahezu beendet. In manchen Fällen, in denen das Epithel bereits völlig regeneriert war, lagen noch die letzten (unverdauten) Zelltrümmer des früheren Epithels im Darminnern. Danach scheint es, daß der periodische Wechsel zwischen ruhendem und sich auflösendem Epithel ein sehr häufiger ist, und daß das sich auflösende Epithel bei dem Verdauungsvorgang eine wichtige Rolle spielt. In keinem Falle ließen sich im Enddarm Spuren von Zellfragmenten nachweisen, ein Beweis, daß das zerstörte Zellmaterial im Mitteldarm völlig verbraucht wird, daß es sich nicht um eine Abstoßung oder »Exkretion« abgenutzter Epithelzellen handelt. — Über den Verdauungsvorgang bei Orthopteren besitzen wir nur unsichere Kenntnisse. Die Ansicht Fausseks (1887), daß dem Enddarm wegen seiner oft bedeutenden Länge resorbierende Funktion zukomme, wird übereinstimmend von allen Forschern als irrig bezeichnet. Cuénot (1895) fand durch Fütterungsexperimente, daß allein der Mitteldarm, trotz seiner bei andern Orthopteren geringen Ausdehnung, absorbiere. Petrunkewitsch (1899, 1900) wies nach, daß auch der Kropf der Orthopteren resorbierende Funktion besitze. Bezüglich des Mitteldarmes irrt er jedoch, wenn er sagt, daß die Epithelzellen nur ihren Inhalt ins Darmlumen entleerten, dabei aber selbst nicht zugrunde gingen. Ferner dürfte des Autors

Verallgemeinerung, der Kropf der Insekten sei das »Hauptorgan« der Absorption, auf Grund seiner Experimente an *Periplaneta* doch etwas gewagt sein. Der Hauptunterschied zwischen Kropf und Mitteldarm besteht darin, daß ersterer nicht zu sezernieren vermag, also auch zu einer Peptonisierung albuminoider Stoffe unfähig ist; diese kommt vielmehr ausschließlich dem Mitteldarm zu. PETRUNKEWITSCH konstatierte zwar, daß Fett aus dem Kropf in die Epithelzellen des Kropfes einwanderte, jedoch nach den Versuchen CUÉNOTS findet im Mitteldarm ebenfalls die Aufnahme von Fetten statt, so daß vorläufig eine Spezialisierung des Kropfes zur Resorption ganz bestimmter Stoffe nicht nachgewiesen ist. Die Größe des Kropfes gegenüber dem Mitteldarm scheint uns noch nicht zu beweisen, daß letzterem deswegen eine unbedeutendere resorbierende Funktion zukomme, wie PETRUNKEWITSCH schließt. Der bauchige, sackartige Kropf scheint uns in erster Linie ein Organ mit großem Volumen und erst sekundär eines mit großer Oberfläche zu sein. Sein Zweck dürfte daher auch primär der sein, als Reservoir der Nahrungsstoffe zu dienen, die wahrscheinlich periodisch dem Mitteldarm zugeführt werden. Während der Kropf dauernd aufnahmefähig ist — bis er prall gefüllt ist, wie man ihn namentlich bei pflanzenfressenden Orthopteren antrifft —, findet der eigentliche Verdauungsvorgang im Mitteldarm in bestimmten Perioden statt, denen allem Anschein nach Epithelauflösung und Regeneration entsprechen. Wenn nämlich das Mitteldarmepithel in voller Auflösung angetroffen wurde, sah man im Innern eine das ganze Darmlumen erfüllende Masse von Nahrungsbestandteilen durchmischt mit Zellfragmenten. Im Stadium des ruhenden (resorbierenden) Epithels war nur eine sehr feinkörnige, völlig homogene Masse nachzuweisen, wenn der Mitteldarm nicht völlig leer war. In diesen Stadien enthielt auch der Enddarm zuweilen jene schon oben (S. 498) erwähnten Pakete von Fäkalien. In einem Fall ergab sich zufällig folgendes Bild: Die Auflösung war völlig beendet, so daß auf der Stützlamelle nur die (noch geschlossenen) Krypten aufsaßen; das ganze Mitteldarminnere war erfüllt von einer homogenen feinkörnigen Masse; am Anfang des Enddarmes, noch halb ins Mitteldarmlumen hineinragend, befand sich ein Paket mit Fäkalien, das offenbar gerade ausgestoßen wurde.

6. Das Darmsystem im Zusammenhang mit der Ernährungsweise der Grillen.

Die Untersuchung des Darmes hat gezeigt, daß bei *Myrmecophila* einige — wenn auch nicht tiefgreifende — Abweichungen vom typischen

Gryllodeendarm zu konstatieren sind. Die bedeutende Größe und Erweiterungsfähigkeit des Kropfes, sowie die Gestalt und Ausdehnung des Mitteldarmes, dessen Größe im Gegensatz zu den beiden englumigen Appendices bei *Gryllus*, *Nemobius* und *Gryllotalpa* namentlich auffällt, scheinen auf einen ursächlichen Zusammenhang mit der reichlichen parasitären Ernährung hinzuweisen. Daß die parasitische Lebensweise der Myrmekophilen und Termitophilen Umbildungen des Darmsystems hervorzurufen imstande ist, zeigt das — leider — bis jetzt einzige — von Wasmann (1903) — untersuchte Beispiel des termitophilen *Xenogaster inflata*. Wasmann wies nämlich nach, daß bei diesem Gast der Vormagen[1] zu einem gewaltigen Sack erweitert ist.

Am Kropf war das völlige Fehlen von Chitinborsten und -häkchen bemerkenswert.

Der Kaumagen zeigte zwar den für Orthopteren charakteristischen Bau, fiel aber einerseits durch die geringe Zahl der Kauplatten (innerhalb der Gattung sechs bis vier in einem Interradius), anderseits durch die schwächere Chitinarmierung auf. Während bei *Gryllus*, *Nemobius* und *Gryllotalpa* die Cuticula mit sehr kräftigen, regelmäßig gebauten, zackigen Gebilden ins Lumen vorspringt, erreicht bei *Myrmecophila* die Cuticula eine relativ mäßige Stärke und weist auf den Vorsprüngen der großen Zähne nur einige kurze Höcker auf. Es ist wahrscheinlich, daß dies Rudimentationserscheinungen sind, die in Zusammenhang mit der größerenteils flüssigen Nahrung der Grillen stehen, oder aus dem völligen Aufgeben vegetabilischer Kost zu erklären sind.

Über den Mitteldarm ist folgendes zusammenfassend hervorzuheben:

Die Nahrung gelangt aus dem Kaumagen direkt in das Mitteldarmlumen. Peritrophische Membran oder ein dem Proventrikel sich anschließender Klappenapparat fehlen völlig. Der Mitteldarm befindet sich sowohl bei den jüngeren als den erwachsenen Formen in einem periodischen Wechsel resorbierender und ausschließlich sezernierender Tätigkeit, bei welch letzterer das gesamte Darmepithel sich auflöst. Der Prozeß der Auflösung scheint von der Chromatolyse der Kerne eingeleitet zu werden. Nach seiner

---

[1] Nach der Beschreibung und Figur Wasmanns kann man im Zweifel darüber sein, ob der Proventrikel selbst oder nicht doch der Kropf (ingluvies) das erweiterte Organ ist. Die Angabe Wasmanns, daß resorbierende Drüsen in der Wand zu beobachten seien, spricht für das letztere.

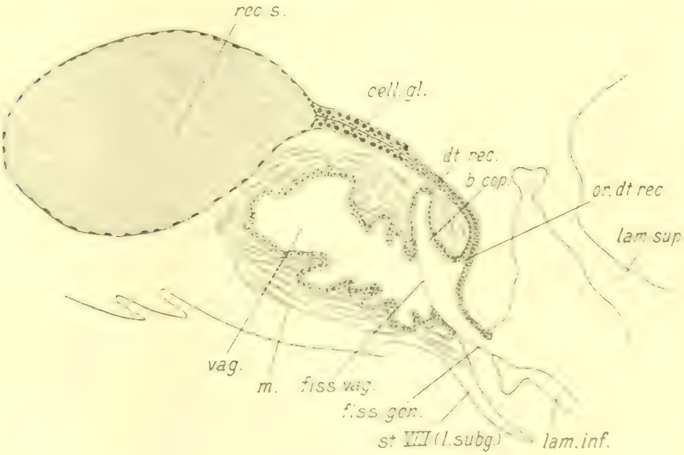
Beendigung — oder kurz vorher — beginnt die Regeneration des neuen — resorbierenden — Epithels. Der periodische Wechsel beider Prozesse scheint den Verdauungsperioden zu entsprechen; das aufgelöste Epithel geht nicht zugrunde — d. h. wird nicht in den Enddarm ausgestoßen —, sondern wird samt der von ihr durchsetzten Nahrungsflüssigkeit von den jungen Epithelzellen resorbiert.

IV. Der weibliche Geschlechtsapparat.

1. Allgemeiner Bau des weiblichen Geschlechtsapparates.

In Kap. V des biologischen Teiles war bereits darauf hingewiesen worden, daß — wenigstens bei *M. acervorum* — die Eiablage während des ganzen Jahres mit Ausnahme der Zeit der Winterruhe stattfindet. Dadurch erklärt sich, daß die erwachsenen Weibchen, welche man zwischen April und Oktober fängt, durchweg in Reifung begriffene Eier enthalten.

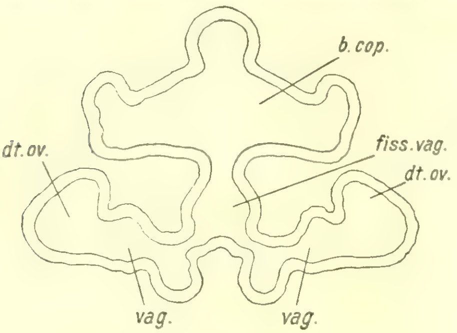
Die Geschlechtsorgane bestehen nur aus zwei Teilen: dem Ovar und dem Receptaculum seminis. Besondere accessorische Drüsen, wie sie typisch sind für den weiblichen Geschlechtsapparat der Orthopteren, fehlen gänzlich. Das Ovarium ist paarig und erstreckt sich beiderseits vom siebenten Abdominalsegment bis zum



Textfig. 13.

Medianer Sagittalschnitt durch den Geschlechtsapparat eines befruchteten Weibchens von *M. nebrascensis*. *b.cop*, Bursa copulatrix; *cell.gl*, Drüsenzellen des Ductus receptaculi dt. rec.; *fiss.gent*, schlitzförmige Genitalöffnung; *fiss.vag*, schlitzförmiger Verschluß zwischen Vagina und Bursa copulatrix; *lam.inf*, *lam.sup*, untere und obere Valven der Legescheide; *m*, Muskulatur; *or.dt.rec*, Mündung des Ductus receptaculi in die Bursa; *rec.sem*, Receptaculum seminis; *st.VIII*, Lamina subgenitalis; *vag*, Vagina. 116 : 1.

Mesothorax oder sogar in den hinteren Teil des Prothorax und liegt seitlich oder dorsalwärts vom Darm. Auffallend ist die geringe Zahl der Eiröhren, die zwischen fünf und sieben schwankt und die wahrscheinlich mit der geringen Eiproduktion und der außerordentlichen Eigröße zusammenhängt (vgl. A, Kap. V). Die beiden Ovidukte wenden sich in steilem Knie ventralwärts (Taf. XXIII, Fig. 17 *dt.ov.*) und vereinigen sich zur unpaaren Vagina, die quer über dem siebenten Sternit liegt und durch eine schlitzförmige Öffnung mit der Bursa copulatrix kommuniziert (Textfig. 13 und 14 *fiss. vag.*, *b.cop*). Die Bursa selbst ist ein flach zusammengedrücktes Rohr, an welchem man eine vordere, cylinderförmige mediane Rinne von zwei seitlichen Ausbuchtungen unterscheiden kann. Sie verläuft geneigt und mündet unter dem, als Subgenitalplatte funktionierenden, achten Sternit durch einen schmalen Spalt nach außen (Textfig. 13 *st.VIII*, *fiss.gen*). Ungefähr der Stelle gegenüber, an welcher die Vagina in sie einmündet, befindet sich an der gegenüberliegenden Seite die Öffnung des Kanals des Receptaculums (Fig. 34 *or.dt.rec*).



Textfig. 14.

Schematischer Querschnitt durch Bursa copulatrix (*b.cop*) und Vagina (*vag*), die durch eine Spalte (*fiss.vag*) miteinander verbunden sind. *dt.ov*, Ovidukt. 300 : 1.

2. Die Ovarialröhren.

Das Ovar von *Myrmecophila* gehört zu dem büschelförmigen Typus ohne Nährzellen. Jede Eiröhre beginnt distalwärts mit dem sog. Endfaden (Taf. XXIII, Fig. 17 und 18 *fil.term*). Die Endfäden sämtlicher Eiröhren vereinigen sich zu einem gemeinsamen Strang, der in der Rückenregion des Prothorax aufgehängt ist. Gross (1903) stellte bei *Gryllus campestris* fest, daß sämtliche Eiröhren von einer gemeinsamen Hülle umgeben seien. Diese bindegewebige Haut umkleidet auch bei *Myrmecophila* die Eiröhren, jedoch so, daß sie wie eine peritoneale Hülle jede Röhre für sich umscheidet (Taf. XXIII, Fig. 18 *int.ov*). Es ist eine dünne, zartfaserige Membran mit länglichen Kernen, die ebenso wie die Eikammern auch die Endfäden bekleidet und sich über die beiden Ovidukte hinzieht. Bei noch nicht erwachsenen Formen jedoch erscheint sie als ein ziemlich kräftiges Gewebe, in welches die kreisrunden Ovarialröhren eingebettet sind und das beiderseits in Form eines dünnen Septums mit dem Rückengefäß in Verbindung tritt. Bei erwachsenen Formen ließ sich dieses Septum nicht mehr nachweisen.

Der Endfaden ist ziemlich dicht gefüllt mit länglichen Kernen, die denen des Follikelepithels der Endkammer gleichen. Bei allen mittleren Formen bis zur letzten (fünften) Häutung ist die Endkammer vom Endfaden durch die Basalmembran der jüngsten Eizellen deutlich abgesetzt, wie Gross auch für *Gryllus* — allerdings nur für die geschlechtsreife Form — angibt. Ob diese Begrenzung auch bei der Larve vorhanden ist, gelang mir nicht festzustellen. Dieser Absatz zwischen Endfaden und Endkammer findet äußerlich auch darin Ausdruck, daß die im Endfaden meist in Längsrichtung liegenden Kerne sich vor der Endkammer gewissermaßen stauen und nach der Peripherie auseinander weichen. Im Endfaden lassen sich keine Zellgrenzen nachweisen.

Die Endkammer konnte nur bei geschlechtsunreifen Formen untersucht werden, da Ovarien mit reifen Eiern auch im härtesten Paraffin rissen. Es wurden als günstigste Objekte vorwiegend mittlere Formen vom Stadium IV und V untersucht. Bei ihnen zeigen sich bereits die jüngsten Keimbläschen von deutlichem Eiplasma umgeben (*cam.term*); jedoch nehmen die großen, im Querschnitt kreisförmigen Kerne den größeren Teil des Raumes ein. Die Chromatinverhältnisse der letzteren sind insofern interessant, als das Chromatin sich hier in aufgeknäueltem Schleifenzustand zeigt. In den meisten Fällen ließen sich auf einem Schnitt sehr schön alle Stadien bis zur strukturlosen Zusammenballung des Chromatins in Form eines großen Nucleolus verfolgen. Wie Gross bei *Gryllus* hervorhebt, schieben sich die Follikelepithelkerne an der Endkammer vorbei, ohne zwischen deren Zellen einzudringen. Erst in späteren Stadien wandern einzelne Epithelkerne zwischen die Eizellen ein, sie allmählich allseitig umhüllend und so das Follikelepithel bildend (*n.ep.foll*). Die Eizellen, die in der Endkammer auf Längsschnitten in drei Schichten übereinander liegen, nehmen schließlich die ganze Breite der Eiröhre ein. Bei Beginn der Chorionbildung findet eine cylindrische Streckung der anfangs flachen Follikelepithelzellen statt. Je weiter jedoch die Bildung des hellen, äußerst resistenten Endochorions bei zunehmendem Eiradius fortschreitet, desto mehr verflacht das Exochorion wieder (Textfig. 12 *exch., endch*). Die außerordentliche Größe der Eier wurde bereits in Kap. V des biologischen Teiles hervorgehoben. In welchem Volumenverhältnis ein reifes Ei zum ganzen Ovar steht, geht aus Fig. 17 (Taf. XXIII) hervor. Das

Ovar enthält nie mehr als zwei reife Eier, also in jeder Ovarhälfte immer nur eins, da durch sie bereits der ganze Raum zwischen Rücken und Darm ausgefüllt wird (Textfig. 12). Der beträchtliche Dotterreichtum der Eiriesen bedingt es, daß der in früheren Stadien sehr umfängliche Fettkörper erheblich reduziert wird.

3. Ovidukte und Vagina.

Ovidukte und Vagina weisen eine ähnliche Beschaffenheit auf, insofern, als beide — besonders jedoch die Ovidukte — stark gefaltet und mit kräftiger Muskulatur ausgestaltet sind. Die Ovidukte sind durch ein hohes Cylinderepithel ausgekleidet, das von einer dünnen chitinigen Cuticula bedeckt ist. Ebenso ist die Vagina und die in ihrer Gestalt bereits charakterisierte Bursa copulatrix mit einer Chitinlage bedeckt, die bei letzterer eine bedeutende Stärke erreicht. Da es sich hier jedoch um Verhältnisse handelt, die kaum von schon an andern Orthopteren Bekanntem abweichen, kann hier auf eine nähere Darstellung verzichtet werden.

4. Das Receptaculum seminis.

Das Receptaculum seminis stellt den interessantesten Teil des Geschlechtsapparates dar, da er auch in biologischer Beziehung Aufschlüsse zu geben imstande ist. Bei der parthenogenetisch sich fortpflanzenden *M. acervorum* wäre es an sich nicht verwunderlich, wenn das Receptaculum bereits Merkmale einer Rückbildung zeigte. Daß dies nicht der Fall ist, geht aus einem Vergleich mit dem noch in Funktion begriffenen Receptaculum von *M. nebrascensis* hervor.

Textfig. 13 stellt einen etwas schematisierten Längsschnitt durch die letzten Abdominalsegmente von *M. nebrascensis* dar und zeigt, welche beträchtliche Größe das Receptaculum in gefülltem Zustand besitzt, in welchem es sich vom siebenten bis zum vierten Abdominalsegment erstreckt. Die Wand des Receptaculums erscheint als eine von dem dichten Inhalt prall gespannte Haut, in der man nur länglich eiförmige Kerne von einer im übrigen strukturlosen plasmatischen Masse unterscheiden kann. Zellgrenzen lassen sich nicht wahrnehmen. Nahe der Mündung des Ausführungsganges nimmt man bei stärkerer Vergrößerung einen äußerst zarten Chitinbelag und eine sehr dünne fibrillöse Schicht wahr, welche die Außenwand der Samenblase bekleidet (Taf. XXIII, Fig. 19 *ct*, *lm*). Es konnte nicht festgestellt werden, ob diese Schicht eine dünne Muskellage ist, da eine Querstreifung bei ihrer außerordentlichen Zartheit nicht zu erkennen war; doch ist dies nach der sogleich zu schildernden histologischen Beschaffenheit des Ausführganges wahrscheinlich.

Dieser Ausführungsgang ist ein Rohr, das ohne Windungen und Biegungen auf dem kürzesten Wege zur Bursa copulatrix verläuft. Das völlige Fehlen von accessorischen Drüsen — wenn anders deren Funktion wirklich in Zusammenhang mit dem Receptaculum steht — scheint hier eine Erklärung zu finden. Vor dem Receptaculum zeigt nämlich der Gang eine Verdickung, die histologisch ein völlig andres Gepräge aufweist als der gesamte übrige Teil. Während dieser nämlich im Längsschnitt von einer einschichtigen Lage gleichgestalteter, mit rundlichen Kernen versehener Epithelzellen gebildet wird, treten an jener Stelle plötzlich neben den kleinen Epithelkernen große rundliche Kerne auf; die an manchen Stellen sehr deutlichen Zellgrenzen zeigen, daß jeder der großen Kerne in einer Zelle für sich liegt, und zwar distal vom Ganglumen, und daß jede Zelle in ihrem proximalen Ende ein bis zwei, in einigen Fällen auch drei, kleine (Epithelzellen-)Kerne enthält (*n.gl, n.ep*). In dem körnig strukturierten Zellplasma gewahrt man an mehreren Stellen kreisrunde, meist am Kern angelagerte Vakuolen (*vac*) mit einem hellen strukturlosen Sekretinhalt. Außerdem aber erkennt man in den meisten der Zellen je einen feinen Gang (*dt.gl*), der, wie an mehreren Stellen deutlich wahrzunehmen ist, von jenen Vakuolen seinen Ausgang nimmt und nach einigen leichten Biegungen die relativ kräftige Cuticula des Hauptkanals durchbricht und in sie einmündet. Alle Kanälchen verlaufen in gleicher, vom Receptaculum abgekehrter Richtung. Bei Färbung des Schnittes mit Eisenhämatoxylin färben sie sich ähnlich wie die Chitinbekleidung des Hauptganges, was darauf schließen läßt, daß es sich bei ihnen um ebenfalls chitinisierte Capillaren handeln möchte. Der Ausführungskanal zeigt bis kurz vor der Mündung in die Bursa copulatrix, wo er sich beträchtlich erweitert, genau das gleiche Lumen. Bei seiner Mündung in das Receptaculum ist keine Erweiterung zu konstatieren. Er ist von einer dünnen, jedoch sehr deutlich quergestreiften Längsmuskulatur (*lm*) umkleidet, die einerseits in gleicher Stärke bis zur Erweiterung des Ganglumens vor der Bursa zu verfolgen ist, anderseits in jene schon erwähnte zarte Faserschicht übergeht, welche die Oberfläche des Receptaculums bedeckt und die aus diesem Grunde wahrscheinlich ebenfalls als eine dünne Längsmuskellage angesprochen werden darf.

Diese Bauverhältnisse des Receptaculums weichen durchaus von denen ab, welche von FÉNARD (1896) an *Acridium aegyptium* und von WM. S. MARSHALL und SEVERIN (1906) an *Diapheromera femorata* Say

(Phasmide) beschrieben worden sind. Dort sind es nicht die Zellen des Ausführganges, welche mit den von FÉNARD als »vésicules radiées« und »conduits excréteurs« bezeichneten Gebilden ausgestattet sind, sondern die Zellen der Wand des Receptaculums selbst. In histologischer Beziehung scheinen jedoch diese Wandzellen mit den Gangzellen bei *Myrmecophila* (*nebrascensis*) übereinzustimmen. Aus diesem Grunde wird es berechtigt sein, in beiden auch eine funktionelle Übereinstimmung anzunehmen, d. h. diese vielkernigen Zellen als Drüsenzellen aufzufassen, deren sekretorische Funktion dem Macronucleus obliegt, und deren bei *Myrmecophila* nachträglich in das Receptaculum ergossenes Sekret mit dessen lebendigem Inhalt in Zusammenhang steht.

Das charakteristische Merkmal am Receptaculum von *M. acervorum* ist zunächst, daß es leer ist, und daß infolgedessen auch die Wand desselben dick und gefaltet erscheint, so daß es allerdings gegenüber der gewaltig erweiterten, dünnhäutigen Samenblase von *M. nebrascensis*, *M. ochracea*, *M. americana* und *M. formicarum*, die alle in gefülltem Zustand angetroffen wurden, einen reduzierten Eindruck macht (Taf. XXIII, Fig. 20). Man wird jedoch nicht fehlgehen, anzunehmen, daß die Dickwandigkeit lediglich durch seine Leere bedingt ist, ähnlich wie die Ovidukte in unbenutztem Zustand enge, mit hohem Cylinderepithel ausgekleidete Rohre sind, die sich beim Hindurchgleiten eines Eies stark zu erweitern vermögen.

Die Wand des Receptaculums besteht aus einem hohen Cylinderepithel mit sehr deutlichen Zellgrenzen und homogenen kleinen Kernen, die am distalen Zellende liegen. Die innere Begrenzung war undeutlich bogig konturiert, dürfte jedoch chitinöser Natur sein. Von dem Ausführungsgang sei als das Bemerkenswerteste zunächst hervorgehoben, daß in der Mehrzahl der Fälle die Drüsenzellen in voller Funktion angetroffen wurden. Fig. 20 zeigt den Gang teilweise angeschnitten. Die Drüsenzellgänge sowie der zum Receptaculum führende Kanal erweisen sich als angefüllt mit einer von Eisenhämatoxylin tief schwarz gefärbten Sekretmasse, von der man Spuren auch im Lumen des Receptaculums selbst erblickt (*secr*), während in dem vor den Drüsenzellen liegenden Teil des Ganges das Lumen völlig leer war.

Der Bau des Drüsenganges weicht in zweifacher Beziehung von den bei *M. nebrascensis* beobachteten Verhältnissen ab. Bei *M. nebrascensis* lagen der Drüsenzellkern am distalen, die Epithelzellkerne am proximalen Ende je einer Sekretzelle. Bei *M. acervorum* lassen sich jedoch sehr deutlich drei Lagen von Zellkernen unterscheiden, eine innere Epithelzellkernlage (*n.ep.int*), die derjenigen von *M. nebrascensis* entspricht, genau wie die darüber liegende Schicht der großen rundlichen Drüsenzellkerne. Über den letzteren jedoch befindet sich nochmals eine Schicht kleiner Kerne (*n.ep.ext*), welche in Zellen für sich liegen, die sich keilförmig zwischen die bis an die äußere Oberfläche reichenden Sekretzellen einschieben und den Eindruck machen, als ob sie von diesen zusammen- oder flachgedrückt würden. Diese äußeren, gesonderten Epithelzellen sind es auch, welche in die Wandzellen des Receptaculums übergehen. Es sei noch bemerkt, daß das Zellplasma bei *M. acervorum* in den sekretorischen Zellen nicht die gleichmäßig körnige Struktur wie bei *M. nebrascensis* zeigte, sondern in der Zone der Vakuolen eine mehr wabige, alveoläre Beschaffenheit besaß. Die zweite Eigentümlichkeit, die den Ausführungsgang bei *M. acervorum* charakterisiert, ist die, daß die Drüsengänge nicht wie bei *M. nebrascensis* dem Receptaculum abgekehrt, sondern ihm zugekehrt sind. Eine dünne, faserige Schicht, welche gleichmäßig Receptaculum und Ausführungsgang bedeckte, konnte zwar konstatiert, nicht aber ihre Querstreifung festgestellt werden.

Die Erhaltung des Receptaculums trotz parthenogenetischer Vermehrungsweise ist nicht befremdend, wenn man bedenkt, daß die Parthenogenese gerade erhaltend auf das Artbild einwirkt. Weismann (1904) hebt für die ausschließlich sich vermehrende *Cypris reptans* hervor, daß das Receptaculum keine Spur einer Rückbildung aufweise und schließt daraus, daß die reine Parthenogenese hier eine phylogenetisch junge Erwerbung sei. Wenn man berücksichtigt, daß bei *M. acervorum* sich nicht nur das Receptaculum ganz und gar erhalten hat, sondern daß die wahrscheinlich zur Lebendigerhaltung des Spermainhaltes dienenden Gangdrüsen sich noch in ungeschwächter Funktion befinden, so wird man hier erst recht zu dem Weismannschen Schlusse gedrängt, daß die parthenogenetische Vermehrung vor — geologisch gesprochen — nicht langer Zeit der amphigonen Fortpflanzungsweise gefolgt sei. Das Beispiel der Cypriden, bei welchen wie bei *Myrmecophila* neben der reinen Parthenogenese auch reine Amphigonie und wahrscheinlich auch teilweise Parthenogenese auftritt, bietet demnach ein treffendes Analogon.

V. Das Auge.

Von allen Forschern, welche *Myrmecophila* beschrieben haben, wird das kleine, flache, mit bloßem Auge kaum sichtbare Facettenauge als besonderes Gattungsmerkmal erwähnt. Bei Saussure ausschließlich findet sich außerdem eine Bemerkung über Ocellen, die sehr klein sein und sich über der Mitte zwischen beiden Fühlergruben befinden sollen. Jedoch macht SAUSSURE bereits die Bemerkung, daß diese Ocellen nicht bei allen Individuen zur Beobachtung gelangt seien. Bei keinem einzigen der mir vorliegenden Exemplare ließ sich eine Spur eines Ocells feststellen, vor allem nirgends Rudimente einer Innervierung, so daß jedenfalls die SAUSSUREsche Beobachtung auf einer Täuschung beruht.

Wenn man den Kopf einer Grille bei stärkerer Vergrößerung von vorn betrachtet, so fällt sofort der Gegensatz zwischen der Größe des Auges und der Größe der Fühlergrube[1] auf. In Fig. 21 u. 22 (Taf. XXIV) sind die Köpfe vom *M. formicarum* und *Nemobius sylvestris*, einer kleineren, in Süddeutschland und einem Teil Mitteldeutschlands vorkommenden Gryllodee nebeneinander gestellt worden. Wenn man nichts über die hypogäe Lebensweise und die Fühlertätigkeit der Grille wüßte, so würde ein derartiger Vergleich sofort darauf schließen lassen. Die riesigen Fühlergruben von *Myrmecophila* bedingen die außerordentliche Beweglichkeit der Antennen, die bequem nach allen Seiten rotieren können. In dem Maße jedoch, wie die Antennengruben sich allmählich erweiterten, rückte das Facettenauge in die Grube hinein, so daß schließlich eine völlige Knickung des Auges entstand.

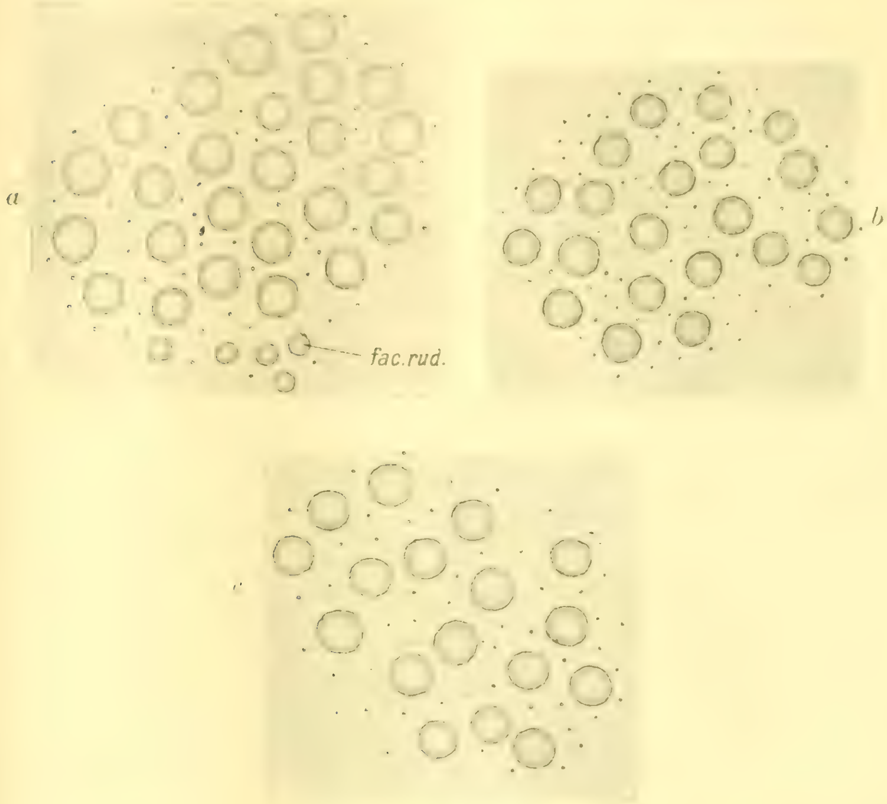
Schon die geringe Größe des Auges, sowie seine unzweckmäßige Lage, legen es nahe, daß es sich um ein funktionslos gewordenes, in Rudimentation begriffenes Organ handle. Die mikroskopische Untersuchung bestätigt diese Vermutung durchaus.

Das Auge hat die Gestalt eines an den Ecken abgerundeten Rhombus. Es ist flach, ragt nicht, wie normale Facettenaugen, über die umgebende Cuticula empor und ist schwarz pigmentiert; jedoch tritt das Pigment in der zuhinterst gelegenen Rhombusecke etwas zurück, so daß diese heller erscheint und ein ovaler Ausschnitt im Auge vorgetäuscht wird. Die Zahl der Facetten ist gering und innerhalb der Spezies nahezu konstant. Von dem zur Untersuchung gelangenden Material besaß *M. ochracea* die größte Facettenzahl, nämlich 30, *M. nebrascensis* die kleinste, nur 17, *M. acervorum* 20—21 (Textfig. 15 *a*—*c*). Wenn man mit einer Starnadel die Cornea vorsichtig abhebt und ausbreitet, so sind einerseits die großen Zwischenräume zwischen den einzelnen Cornealinsen auffallend, anderseits die Ungleichheit dieser Abstände, wie dies besonders bei *M. nebrascensis* entgegentritt (*c*). Bei

---

[1] Vgl. Kap. I, Abschnitt 1 dieses Teiles.

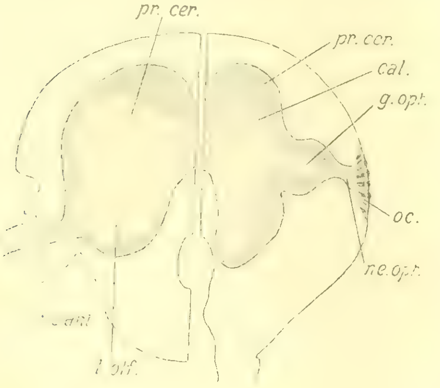
M. ochracea ausschließlich war eine verschiedene Größe des Durchmessers bei einzelnen Linsen zu konstatieren; neben 25 nahezu gleichflächige große Facetten reihten sich am Hinterrande fünf kleine von kaum halbem Durchmesser an (*a, fac.rud*). Der Zwischenraum zwischen den Cornealinsen ist von Borsten besetzt. Diese Unregelmäßigkeit der Anordnung der Cornealinsen bedingt es, daß man auf Schnitten nie mehr wie drei bis vier Ommatidien in gleicher Schnitthöhe antrifft. Ein durch die Mitte gehender Längsschnitt zeigt zunächst, daß die Verflachung des gesamten Auges nicht auf die Oberfläche beschränkt ist, sondern in einer nur sehr flachen Wölbung der Basalmembran im Innern seinen Ausdruck findet (Textfig. 16). Damit zusammenhängend ist eine



Textfig. 15*a*—*c*.

Die Corneafacetten in verschiedenen Stadien der Rudimentation. *a*: *M. ochracea* mit 25 großen und fünf kleinen Facetten (*fac.rud*); *b*: *M. acervorum* mit 21 Facetten; *c*: *M. nebrascensis* mit nur 17 Facetten. *a* und *c* 265 : 1; *b* 255 : 1.

Verkürzung der Ommen festzustellen, die — entsprechend den auseinandergelagerten Cornealinsen — den Eindruck der Auflockerung machen. Das Gryllodeenauge gehört, wie überhaupt das Orthopterenauge (ausschließlich *Forficula*), zum euconen Typus, d. h. unter der an sich schon hohen Cornealinse befindet sich ein glasheller Kristallkegel, der, wie Grenacher (1879) an *Gryllotalpa* und Hesse (1901) an *Periplaneta* gezeigt haben, die Eigentümlichkeit besitzt, mit seiner Spitze in die aus diesem Grunde trichterförmig auseinander weichenden vier oberen Rhabdomere einzutauchen. Hauptpigmentzellen werden von Grenacher zwar außer den corneagenen Zellen abgebildet, ihr Vorhandensein jedoch von Hesse, der beide als homologe Elemente hinstellt, auf Grund seiner Untersuchungen an *Periplaneta* in Abrede gestellt.



Textfig. 16.

Zwei Flächenschnitte durch das Gehirn von *M. acervorum*. *cal*, pilzhutförmiger Körper; *g.opt*, Augenganglion; *l.olf*, Riechlappen; *ne.ant*, Antennennerv; *ne.opt*, Augennerv; *oc*, Facettenauge; *pr.cer*, Protocerebrum. 77 : 1.

Bei *Myrmecophila* zeigt es sich nun, daß die Kristallkegel völlig geschwunden sind (Taf. XXIV, Fig. 23). Die Cornealinsen sind von auffallend geringer Mächtigkeit. Bei einer Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain lassen sie sehr distinkt eine Anordnung in drei Schichten erkennen. Die äußere (l_1) entspricht der äußeren Cuticula der Umgebung und geht in sie über. Die innere Kontur der Cuticula (*cont*) setzt sich jedoch in der Linse sehr deutlich fort und trennt von dem dunkelblau gefärbten plankonvexen Teile (l_1) einen zweiten unteren ebenfalls plankonvexen Teil (l_2), der sich gleichfalls dunkelblau färbt, jedoch den Zwischenräumen zwischen den einzelnen Ommen nicht folgt. Die dritte Schicht (l_3) ist von gleichmäßiger Mächtigkeit, färbt sich nicht und geht in die innere (nicht pigmentierte) Cuticulaschicht der Umgebung über. Statt der zu erwartenden Kristallkegel trifft man zwischen Corneafacetten und Rhabdomen eine homogen struierte, von sehr grobkörnigem Pigment durchsetzte Masse, in der sich trotz trefflichster Konservierung und Differenzierung aller übrigen Elemente keine Zellgrenzen unterscheiden ließen. Dagegen erblickt man, unregelmäßig zerstreut, eine Anzahl kleiner, von grobkörnigem Chromatin erfüllter Kerne (*n.pg*). Welche Bedeutung diese Kerne besitzen, ließ sich nicht genau feststellen. Ich halte es jedoch für ausgeschlossen, daß es sich um Kerne corneagener Zellen oder um SEMPERsche Kerne handelt, da mit letzterem das völlige Fehlen des Kristallkegels nicht in Einklang zu bringen wäre, und anderseits die von HESSE (1901) abgebildeten corneagenen Zellkerne klein und verkümmert im Verhältnis zu den Pigment- und Sehzellenkernen aussehen. Man wird jedoch nicht fehlgehen, anzunehmen, daß diese Kerne den Pigmentzellen zugehören; wenigstens zu einem Teile. Eigentliche Füllzellen oder füllendes Bindegewebe, das an Stelle der Kristallkegel getreten wäre, ließ sich nicht nachweisen. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß sowohl die auffallend großen Zwischenräume zwischen den einzelnen Retinulae, sowie diejenigen zwischen Retinula und Cornea teilweise davon ausgefüllt sind und daß ein Teil jener Kerne als Bindegewebszellkerne anzusprechen ist.

Trotz der starken Rudimentation des dioptrischen Apparates sind die lichtperzipierenden Elemente des Auges wohl erhalten; jedoch ist der Abstand zwischen Retinula und Cornealinse ein auffallend geringer. Von besonderem Interesse ist es, daß die trichterförmige Einsenkung, in welche allgemein bei Orthopteren der Conus eintaucht, erhalten geblieben ist, wenn auch eine gewisse Verflachung der Grube nicht geleugnet werden kann (Taf. XXIV, Fig. 23 *foss.con*). Die Zahl der Rhabdomere beträgt sieben, wie HESSE (1901) auch an *Periplaneta* feststellte. Auf Querschnitten durch den oberen Teil der Retinula erhält man jenes Bild, das GRENACHER zu der Annahme von vier Rhabdomeren veranlaßte (Taf. XXIV, Fig. 24 *a*). Auf einzelnen tieferen Schnitten sieht man jedoch ein viertes oder ein fünftes Rhabdomer sich zwischen die oberen vier einschieben (*b*, *c*), so daß vier größere und ein, bzw. zwei kleinere, schmälere Rhabdomere auftreten. Auf den meisten tieferen Schnitten jedoch lassen sich nur drei Rhabdomere unterscheiden (*d*). Die Annahme HESSES, daß die vier oberen und drei unteren Sehzellen in einer Art Verzahnung ineinander greifen, bestätigt sich demnach bei *Myrmecophila* in vollem Umfange. Dementsprechend trifft man auf Längsschnitten die Kerne der Sehzellen in einer oberen und einer unteren Lage an (Fig. 23 *n.rh.sup*, *n.rh.inf*). Die Sehzellenkerne fallen durch ihre Größe — gegenüber den Kernen der Pigmentzellen — sowie ihre Chromatinarmut auf. Im Rhabdom selbst war an einem günstigen Schnitt der Stiftchensaum in Form einer äußerst zarten Querstreifung deutlich zu erkennen (*stil*). An ihn schloß sich rechts und links ein feiner, sich dunkel abhebender, unscharf konturierter Streifen an, der den »Knöpfchen« der Hesseschen Schaltzone zu entsprechen scheint (*glob*). Die eigentliche Schaltzone hob sich sehr deutlich als ein helles Band zwischen der »Knöpfchenzone« und den auch nach langer Entpigmentierung noch mit grobkörnigem Pigment erfüllten Retinulazellen ab (*cing.transm.ret*).

Ebensowenig wie der lichtempfindende Apparat hat der Augennerv und das Ganglion opticum eine Rückbildung erfahren (Textfig. 16 *g.opt*). Im Gegenteil erscheint das ganze Protocerebrum einschließlich dem Ganglion opticum ungewöhnlich groß gegenüber dem von ihm innervierten Organ (*pr.cer*). Ob entsprechend der stärkeren Beanspruchung der Fühler eine bedeutende Vergrößerung des Deutocerebrums (Lobus olfactorius) stattgefunden hat, ließe sich erst auf Grund einer eingehenden vergleichenden Untersuchung des Gehirns feststellen. Entsprechend der Stärke der Fühler ist auch der Antennennerv (*n.ant*) sehr kräftig ausgebildet, und die Größe des Riechlappens (*l.olf*) läßt auf einen ursächlichen Zusammenhang mit der Funktion des von ihm innervierten Organs schließen, dessen Eigentümlichkeit im biologischen Teil geschildert wurde.

Über die Funktion des *Myrmecophila*-Auges kann man kaum im Zweifel sein. Selbst wenn noch Kristallkegel vorhanden wären, so wäre doch bei der geringen Anzahl der lichtempfindenden Elemente (17—30) die Perzeption eines Bildes ausgeschlossen. Hesse (1908) stellt bezüglich der Sehschärfe das Gesetz auf, daß diese sich umgekehrt wie die Divergenz der Achsen der Facettenglieder verhalte. Die Divergenz dreier mittlerer Facettenglieder beträgt bei *Myrmecophila* bereits etwa 15 . Mehr wie sechs in einer Ebene liegende Glieder können aber im günstigsten Falle überhaupt nicht getroffen werden. Dazu kommt, daß die peripheren Facetten stärker divergieren als die zentralen.

Infolge der nur quantitativ und nicht qualitativ erfolgten Rückbildung des Sehapparates ist die Fähigkeit, auf Lichtreize zu reagieren, den Grillen wahrscheinlich erhalten geblieben. Wenn ich ein leeres Nest mit einigen Grillen zur Hälfte verdunkelte, so zogen sich diese nach einiger Zeit meist in den dunkeln Teil der Nestkammer zurück.

Die Rudimentation des *Myrmecophila*-Auges ist insofern von allgemeinem Interesse, als hier der Weg, den die Rückbildung genommen hat, zu erschließen ist. Das Verflachen der Cornealinsen und das gänzliche Fehlen der Kristallkegel zeigt, daß im einzelnen Ommatidium die Rückbildung beim dioptrischen Apparat begann, während die lichtperzipierenden Elemente und der nervöse Apparat intakt blieben. Die auffallende Verkürzung der Retinulae ist eine Erscheinung, die mit ihrer starken Divergenz in Zusammenhang steht (Hesse 1908), und an sich noch kein Reduktionsmerkmal. Anderseits zeigt die geringe und bei den verschiedenen Spezies verschiedene Facettenzahl, daß der Rückbildungsprozeß sich nicht gleichzeitig des ganzen Auges bemächtigt hat, sondern wahrscheinlich von der Peripherie beginnend nach innen fortschritt. Vielleicht gehören die fünf kleinen, an der Peripherie gelegenen Facetten des Auges von *M. ochracea* (Textfig. 15*a*, *fac.rud*) einem Stadium an, bei welchem auch bereits die Retinula im Schwinden begriffen ist. Das Augenganglion mit Augennerv sowie das gesamte Procerebrum erwies sich als resistentester Teil, da sich bei ihm weder quantitativ noch qualitativ Spuren einer Rückbildung nachweisen lassen. Ob in diesem Beispiel ein allgemeingültiges Gesetz seinen Ausdruck findet, können erst weitere Untersuchungen lehren. Es sei jedoch bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen, daß zur gleichen Zeit, als diese Untersuchungen angestellt wurden, im hiesigen Institut von meinem Kollegen, Dr. E. Strauss, der Bau des rudimentären Auges gewisser Amphipoden, namentlich aus der Gruppe der Hyperiiden, studiert wurde, und daß sich hierbei ebenfalls die beginnende Reduktion in Gestalt des Schwindens des dioptrischen Apparates und in der Erhaltung der lichtempfindenden Elemente zeigte. In Widerspruch stehen jedoch diese Ergebnisse mit den Beobachtungen A. S. Packards an gewissen Insekten der nordamerikanischen Höhlenfauna (Packard 1886). Packard untersuchte zwei »cave crickets« *Ceutophilus maculatus* Pack. und *Hadenoecus subterraneus* Scudd. und fand, daß die Augen noch wohl entwickelt, die Augenganglien jedoch im Verhältnis zu ersteren kleiner und die Augennerven weniger dick waren.

C. Systematischer Anhang.

Es ist weder meine Aufgabe, noch wäre ich auf Grund des mir zur Verfügung stehenden Materials dazu imstande, die Gattung *Myrmecophila* systematisch zu bearbeiten. Ich beschränke mich daher darauf, außer den vorzunehmenden Berichtigungen und Ergänzungen für eine künftige Bearbeitung einige Gesichtspunkte und Notizen zu geben. Als sichere Speziesmerkmale stellten sich die Hinterbeine heraus durch Form und Größe des Femurs, sowie die Zahl und Stellung der tibialen und tarsalen Dornen und Spornen. Die Beschreibungen konnten daher zum Teil etwas kürzer gefaßt werden.

Genus Myrmecophila Latr.[1].

Körper rundlich eiförmig, gewölbt, flügellos; Hinterhaupt vom Pronotum bedeckt; Augen klein, seitlich hinter den Antennengruben; diese sehr groß und tief; Antennen so lang oder etwas länger als der Körper, dick, nach der Spitze sich verjüngend, das Basalglied so lang als die vier bis fünf folgenden zusammen genommen; Clypeus sechseckig, die obere Hälfte zwischen den Fühlergruben liegend; Pronotum, hinten breiter als vorn, am Hinterrand des vorderen Drittels undeutliche Zeichnung in Form zweier liegenden **U**, Vorderrand gerade, Seiten gebogen, Hinterrand leicht geschweift; Meso- und Metanotum zusammen nahezu so breit als das Pronotum; Vordertarsen dreigliedrig; Vordertibien ohne Tympanum, ohne Dornen und Spornen; Hinterschenkel stark verbreitert, flach zusammengedrückt, obere Kante stark bis mäßig gebogen; Hintertibien kürzer als die Schenkel, ebenfalls zusammengedrückt und verbreitert, auf der Innenkante mit vier oder fünf, auf der Außenkante mit zwei behaarten Dornen besetzt; jederseits ein längerer und ein kürzerer Endsporn; Hintertarsen dreigliedrig, das erste Glied verlängert, mit ein bis drei unpaaren Spornen und zwei Endspornen besetzt; Abdomen kurz, sechstes bis zehntes Tergit sehr schmal; Cerci so lang wie das Abdomen, sehr dick, 11—13gliedrig, sich gegen die Spitze rasch verjüngend; Legescheide dick, unter dem Abdomen hervorragend, obere Scheiden länger, dünnhäutig, untere kürzer; beim ♀ achtes Sternit, beim ♂ neuntes Sternit zur Lamina subgenitalis umgebildet.

Myrmecophila Latreille (1825),
Myrmecophilus Saussure (1877),
Sphaerium Charpentier (1825),
Gryllus Savi (1818),
Blatta Panzer (1799).

1) *M. acervorum* Panz.

Länglich eiförmig; Imagines dunkelkastanienbraun bis erdfarben; der ganze Körper von hellen, sehr kurzen Härchen besetzt; Spitzen der Antennen, Vorderbeine, Hintertibien und -tarsen hellgelblich; am Hinterrand des Pro- und Mesonotums je eine schmale, gleich breite gelbliche Querbinde; Supraanalplatte rundlich; oberer Rand des Hinterschenkels stark gebogen; Innenkante der Hintertibien mit fünf Dornen, der dritte von oben rudimentär, der zweite und vierte gleich lang;

---

[1] Über Varietäten s. Bemerkung auf S. 417.

erstes Tarsalglied des Hinterbeines mit zwei unpaaren Spornen, der zweite kürzer, in der Mitte, der erste darüber (Taf. XXII, Fig. 1 und Textfig. 17)

Länge 3,3—3,6 mm (♀); ♂♂ fehlen.

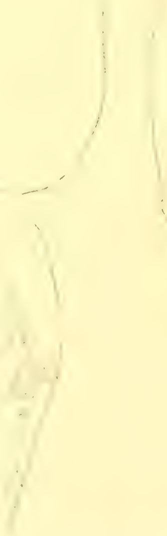
Blatta acervorum Panzer (1799),
Gryllus myrmecophilus Savi (1819),
Sphaerium acervorum Charpentier (1825),
Myrmecophilus acervorum Saussure (1877),
Myrmecophila hirticauda Fischer de Waldheim (1846),
Myrmecophila bifasciata Fisch. de W. (1846),
Sphaerium mauritanicum Lucas (1849).

2) *M. ochracea* Fisch.[1]

♀: Eiform rundlicher als bei *acervorum*; schmutzig blaßgelb bis hellbraun[2]; Pubescenz stärker als bei *acervorum*, mattglänzend; Pronotum ohne Binden; Antennen, Cerci wie bei *acervorum*; Hinterschenkel weniger breit, obere Kante sanfter gebogen; der dritte Dorn der Metatibia deutlich, fast so lang als der erste; unpaare Spornen am Metatarsus wie bei *acervorum* (Taf. XXII, Fig. 2 u. Textfig. 18).

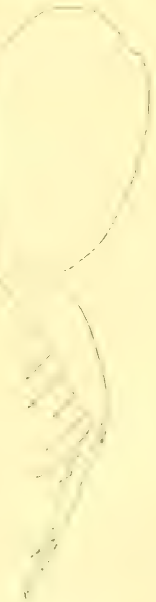
Länge 3,2—3,6 mm.

♂: Stirnseite des Kopfes außer der Pubescenz mit langen, weißlichen, vertikal abstehenden, dünnen Borsten besetzt, die so lang als das erste Fühlerglied sind; Fühlerbasis an der Innenseite mit einem Pinsel nach außen gekrümmter Fühlhaare besetzt; desgleichen die Fühler an der Innenseite mit langen, abstehenden Borsten besetzt,



Textfig. 17[3].

M. acervorum. Linkes Hinterbein. 20 : 1.



Textfig. 18.

M. ochracea. Linkes Hinterbein. 18 : 1.

---

[1] Fischer de Freiburg (1853).

[2] Zwei Exemplare des Kgl. Museums in Berlin, die außerdem durch ihre geringere Größe auffallen, sind fast wie *acervorum* gefärbt.

[3] Die Dornen und Spornen der Außenseite des Femurs sind in dieser und den folgenden Figuren der Deutlichkeit halber fortgelassen.

welche etwa von der Fühlermitte an nach der Spitze zu allmählich kürzer werden, so daß nur der untere, vielgliedrige Teil des Fühlers von ihnen besetzt erscheint (Taf. XXII, Fig. 3 und 3*a*).

(Das der Beschreibung zugrunde liegende Exemplar befindet sich im Kgl. Museum zu Berlin, Kat.-Nr. 3182.)

Länge 2,5 mm.

Myrmecophilus ochraceus Saussure (1877).

3) *M. salomonis* Wasm.[1].

Dunkelviolett bis schokoladenbraun, mit weißlicher Längsmittellinie[2], die nach hinten schwächer wird; breite, helle Querbinde auf dem Metanotum; Kopf heller violett als der übrige Körper, auf dem Scheitel mit einer ⌒-förmigen weißen Zeichnung; Pubescenz auf der Oberseite des Körpers weitläufig; die gelblichen Borsten der Cerci länger als bei *acervorum* und *cchracea*. — 1 ♂ (Koll. Wasmann).

Länge 1,5 mm.

Wasmann: »Mit ihren Wirtsameisen stimmt keine dieser Arten in Größe und Färbung überein wie *M. salomonis* mit *Monomorium salomonis.*«

4) *M. pergandei* Brun.[3].

Pubescenz spärlich; Härchen goldgelb; ziegelfarbig-gelb bis kastanienbraun[4]; ohne Binden auf dem Thorax; Vorderrand des Pronotums $^2/_3$ so breit als der Hinterrand; Antennen so lang als der Körper, an der Basis gelblich; Cerci so lang wie die Hinterschenkel; diese viel schlanker als bei *acervorum*, unten halb so schmal als oben, der obere Rand verläuft bis zu $^2/_3$ der Länge gerade, der untere Rand gleichmäßig sanft gebogen; Innenrand der Metatibia mit fünf Dornen, der dritte etwas kürzer als der erste; erstes Glied des Metatarsus mit drei unpaaren kurzen Spornen, der zweite unter der Mitte (Textfig. 19 und 20).

Länge des ♀ 4,3 mm,
» ♂ 3,9 mm.

5) *M. formicarum* Scudd.[5].

Gestalt wie die der vorigen Art; auf dem Rücken mit einem Pelz kurzer, goldgelber Börstchen besetzt[6]; Farbe, Pronotum, Antennen wie bei der vorigen Art; Cerci nur neun- bis zehngliedrig; Supraanalplatte lanzettlich zugespitzt; Hinterschenkel unten $^2/_3$ so schmal als oben, nicht birnenförmig wie bei *pergandei*, unterer Rand plötzlich — nicht allmählich — gekrümmt; Innenrand der Metatibia mit fünf Dornen, länger als bei der vorigen Art, der dritte so lang als der erste; Stellung der unpaaren Metatarsalspornen wie bei *pergandei*, jedoch etwas länger (Textfig. 21).

---

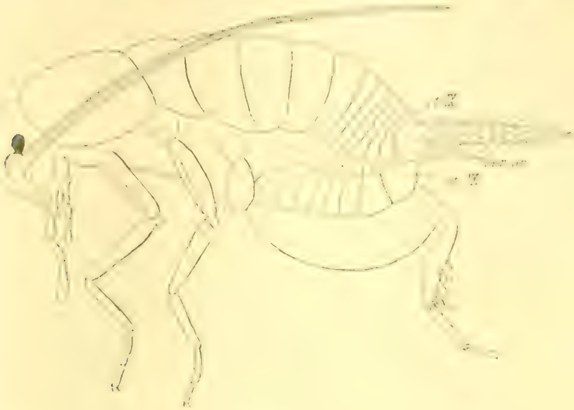
[1] Wasmann (1890²).

[2] Die weniger charakteristischen Merkmale der Wasmannschen Beschreibung, die auch für andre Arten zutreffen, sind fortgelassen.

[3] Bruner (1884). [4] »testaceo-castaneous«. [5] Scudder (1899).

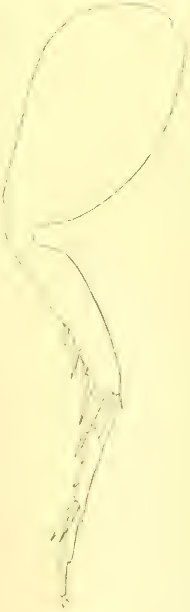
[6] Die den drei mir vorliegenden nordamerikanischen Arten gemeinsame goldgelbe Pubescenz weicht völlig von der der übrigen Arten ab. Durch sie wird wahrscheinlich die rötlichgelbe Farbe jener Arten bedingt.

Länge des ♀ 3,8—4,4 mm,
» des ♂ 2,8 mm.



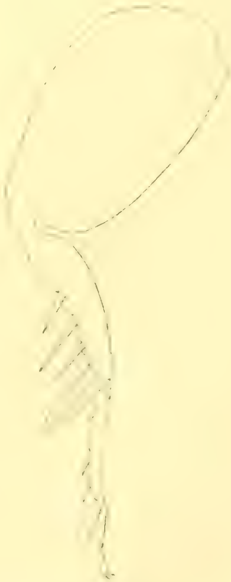
Textfig. 19.

M. pergandei ♂. *lam.an*, Laminae anales; *st.IX*, Subgenitalplatte; *t*, Tergit. 15 : 1.



Textfig. 20.

M. pergandei. Linkes Hinterbein. 25 : 1.



Textfig. 21.

M. formicarum. Linkes Hinterbein. 16 : 1.

6) *M. oregonensis* Brun.[1]

Schlanker als *M. pergandei*; zerstreut behaart (wie die vorigen); dicht und sehr fein punktiert; Farbe graubraun[2];

---

[1] Bruner (1884).

[2] fusco-castaneous.

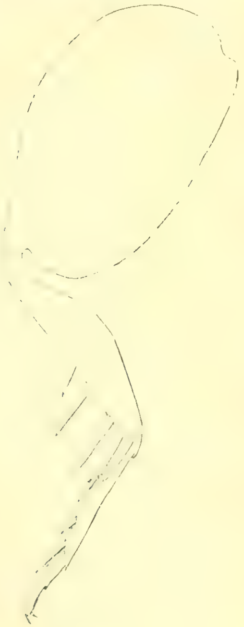
Antennen, Beine — außer den Hinterschenkeln — und Cerci hell gelblich; Vorderrand des Pronotums kaum $^2/_3$ so breit als der Hinterrand; Hinterschenkel eiförmig, oben und unten gleichmäßig gebogen, ungefähr zweimal so lang als breit; Cerci gedrungen, kürzer als die Hinterschenkel.

Länge des ♀ 3,6—3,7 mm,
» » ♂ 3,2—3,3 mm.

7) *M. nebrascensis* Brun.[1].

Eiförmig-gedrungen; wie *M. formicarum* auf dem Rücken mit kurzen, goldgelben Börstchen besetzt; ziegelfarbig gelb[2]; Antennen dick, etwas länger als der Körper, gleichmäßig gefärbt wie der Körper, ebenso die Cerci; Vorderrand des Pronotums $^3/_4$ so breit als der Hinterrand; Hinterschenkel ähnlich *M. formicarum*, jedoch im Verhältnis zur Körperlänge etwas größer, länger als die Cerci; Innenrand der Metatibia mit vier Dornen; erstes Metatarsalglied mit zwei unpaaren Spornen, der erste über der Mitte, der zweite nahe dem zweiten Tarsalglied. (Textfig. 22).

Länge des ♀ 2,6 mm,
» » ♂ 2,3 mm.



Textfig. 22.
M. nebrascensis. Linkes Hinterbein. 28 : 1.

8) *M. nehawkae* Brun.[3] (M. S.).

Kleiner als die vorigen Arten; länglich eiförmig; Pubescenz spärlich; dunkel ziegelgelb[4]; Kopf etwas dunkler; Antennen kaum so lang als der Körper; Hinterschenkel eiförmig, oberer und unterer Rand gleich stark gebogen, ungefähr $1^1/_2$ mal so lang als breit; Cerci kürzer als die Hinterschenkel.

Länge des ♀ 2 mm,
» » ♂ 1,5 mm.

---

[1] Bruner, Publ. Nebr. ac. sc., III 33 (1893), unbeschrieben; zum erstenmal beschrieben von Scudder (1899).

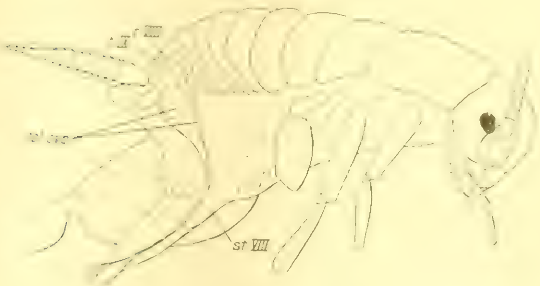
[2] »testaceous«; die Farbe wird von der goldgelben Pubescenz bedingt.

[3] Scudder (1899).

[4] »dull testaceous«.

9) *M. americana* Sauss.[1].

Körper gewölbt, eiförmig; Farbe erdig schwarzbraun, ähnlich *acervorum*[2]; Mesonotum mit breiter[3] weißgelber Querbinde; Farbe der Beine heller (außer dem Hinterschenkel); Antennen etwas länger als der Körper; Hinterschenkel breit, Oberrand stark gebogen; Innenkante der Metatibia mit vier Dornen (dritter fehlend); erstes Tarsalglied des Hinterbeines mit zwei unpaaren Spornen, einem oberen und einem unteren; Cerci dick, allmählich zugespitzt; Legescheide stumpfer als bei sämtlichen andern Formen, die Enden der oberen Scheiden nicht zugespitzt, sondern löffelförmig verbreitert, die unteren nur wenig überragend. (Textfig. 23 und 24.)



Textfig. 23.

M. americana ♀. *col. orp.* »Stäbchen« (Verbindung zwischen achtem und neuntem Tergit und Legescheide); *st. VIII*, Subgenitalplatte; *t*, Tergit. 28 : 1.

Textfig. 24.

M. americana. Linkes Hinterbein. 30 : 1.

Länge des ♀ 2 mm,
» » ♂ 1,8 mm.

M. prenolepidis Wasmann (1905).

(Koll. Wasmann: vier Exemplare [zwei ♀♀, zwei ♂♂?] im Kgl. Museum zu Berlin[4], Nr. 911.)

---

[1] Saussure (1877).

[2] Saussures Farbenbezeichnung »fusco-cinereus, violaceo-nitens, metallicus« ist unzutreffend.

[3] Wasmann (1905) bezeichnet die Mesonotumbinde als schmal, breit muß sie jedoch im Verhältnis zur Kürze des Mesonotums genannt werden. Saussure erwähnt sie überhaupt nicht, trotzdem die seiner Beschreibung zugrunde liegenden Typen sie deutlich erkennen lassen.

[4] Die vier Exemplare der Berliner Sammlung befinden sich sich zum Teil in sehr schlechtem Zustand.

10) *M. dubia* Sauss.[1].

Habitus der von *M. acervorum*, jedoch hell rostgelb; Pro- und Mesonotum ebenfalls mit je einer schmalen weißlichgelben Hinterrandsbinde von nahezu gleicher Breite wie bei *acervorum*; Legescheide ebenso lang wie bei dieser Art[2].

Länge des ♀ 3,2—3,5 mm[3],

» » ♂ ?

(Das einzige Exemplar befindet sich im Kgl. Museum zu Berlin, Nr. 4078.)

11) *M. australis* Tepper[4].

Breit oval, ungefähr $1^1/_2$mal so lang als breit; Farbe des Körpers im aufgetrockneten Zustand stumpf gelblichgrau bis mausgrau, matt; Dorsalseite nur äußerst spärlich mit sehr kurzen Härchen besetzt; Pubescenz auf der Bauchseite und an den Beinen wie bei *M. formicarum*; Pronotum wie bei *M. formicarum* und *M. pergandei*, Meso- und Metanotum gleich breit, jedes halb so breit als das Pronotum; Clypeus nicht sechseckig, sondern oberer Rand halbkreisförmig gebogen; Stirn etwas weniger vorgewölbt als bei *acervorum* und *ochracea*; Fühlergruben groß, doch etwas flacher als bei den genannten Arten; Femur des Hinterbeines viel schlanker als bei *acervorum*, weniger als doppelt so lang als breit, ähnlich dem von *M. pergandei*; Innenrand der Metatibia mit vier Dornen, erster und dritter gleich lang, $^2/_3$ so lang als der zweite; erstes Metatarsalglied mit drei unpaaren und zwei Endspornen, der unterste unpaare Sporn doppelt so viel vom mittleren entfernt als der obere; Legescheide um $^1/_4$ kürzer als der Hinterschenkel. (Textfig. 25 und 26.)

Länge des ♀ 4,4 mm,

» » ♂ ?

Breite des Abdomens 2,8 mm,

Länge des Hinterschenkels 2 mm,

» der Legescheide 1,5 mm.

(Ein Exemplar — ohne Cerci — im Kgl. Museum zu Berlin, weitere Koll. Zietz, Adelaide, Südaustralien.)

---

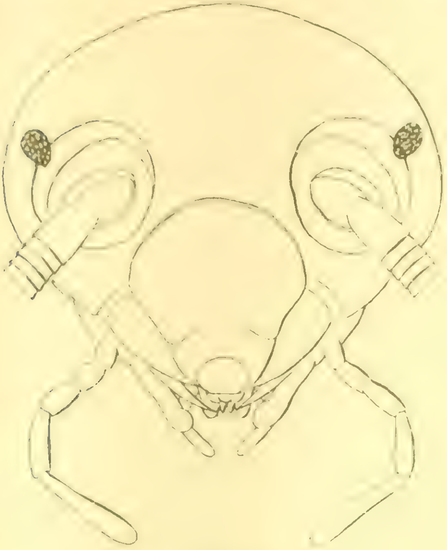
[1] Saussure (1877).

[2] Vielleicht stellen sich bei genauerer Betrachtung doch charakteristische Merkmale heraus, vor allem in der Form des Hinterschenkels und der Beborstung von Metatibia und Metatarsus.

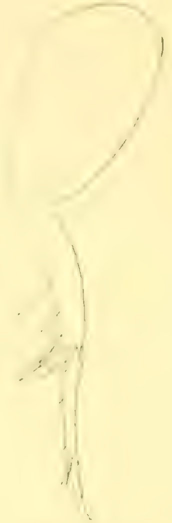
[3] Die Saussuresche Angabe 1,6 mm bezieht sich auf das geschrumpfte Exemplar.

[4] Literatur über diese Art ist mir unbekannt.

Diese Art nimmt durch die rundliche Form des Clypeus, die weniger gewölbte Stirn und die von allen übrigen Spezies abweichende Beborstung der Metatibia — bei sämtlichen übrigen Arten ist der erste Dorn kleiner als der zweite — morphologisch eine Sonderstellung ein.



Textfig. 25.
M. australis. Kopf . 50 : 1.



Textfig. 26.
M. australis. Linkes Hinterbein. 13 : 1.

Wasmann (1894, 1905[1]), führt vier weitere Formen an, ohne sie näher zu beschreiben. Zwei von ihnen faßt W. als Varietäten auf, jedoch mit dem Bemerken, daß diese sich vielleicht später als Arten herausstellen werden. Wenn man berücksichtigt, wie gering die Speziesunterschiede der Gattung *Myrmecophila* zum Teil sind, so dürfte das letztere zu erwarten sein. Die vier Formen sind:

12a) *M. acervorum* v. *flavocincta* Wasm.

Pro- und Mesonotum mit heller Querbinde, die doppelt so breit als bei *acervorum* ist.

Länge 2—3 mm.

(Koll. Wasmann, sechs Exemplare, wahrscheinlich Larven der nächsten Form 12*b*.)

b. *M. acervorum* var.

Wasmann (Krit. Verz. S. 176): »Das einzige sehr große Exemplar ist stark defekt.« (Koll. Wasmann.)

c. *Myrmecophila* sp.

Wasmann (1905[1]): »Eine ziemlich kleine Form«.

(Koll. Wasmann.)

d. *Myrmecophila* sp.

Farbe schwarzbraun; eine breite gelbe Rückenbinde; Hinterschenkel $^3/_4$ so lang als der Rumpf.

Länge etwa 6 mm.

(Koll. Wasmann.)

Diese Form scheint demnach die größte der bisher bekannten Arten zu repräsentieren.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1) Von der Gattung *Myrmecophila* sind bis jetzt elf Formen bekannt (außer vier noch nicht näher beschriebenen der Wasmannschen Sammlung). Diese verteilen sich auf alle fünf Erdteile.

2) *M. prenolepidis* Wasm. und *M. americana* Sauss. sind identisch. Zur Erklärung der weiten Verbreitung dieser Form muß die Wasmannsche Verschleppungshypothese herangezogen werden.

3) Obgleich — nach dem bisher festgestellten — die Ameisengrillen (außer — wahrscheinlich — *M. americana*) mehr- oder vielwirtig sind, scheinen sie in den jeweiligen Gebieten ihres Vorkommens einige wenige Ameisenarten als Wirte zu bevorzugen; als solche sind speziell für *M. acervorum* in erster Linie *Lasius niger* und in geeigneten Gebieten *Myrmica rubra* (vorwiegend *M. laevinodis*) anzusehen. Der Grund zu dieser Bevorzugung ist in einer Anpassung der Größe des Gastes an die Größenverhältnisse des Wirtes zu erblicken.

4) Der biologische Grund des Gastverhältnisses ist in dem Schutz und vor allem in der Nahrung zu suchen, die den Grillen im Nest ihrer Wirte zuteil wird. Die Ernährung erfolgt: durch Belecken der Ameisen einerseits, durch Beraubung der beuteholenden Ameisen und der gefütterten Larven, Teilnahme an den Fütterungen zweier oder mehrerer Ameisen und direkte (selbständige) Fütterung durch die Ameisen anderseits.

5) Die psychischen Grundlagen des Gastverhältnisses sind in den verschiedenen Instinktmechanismen des Gastes, nicht des Wirtes zu suchen (Leckinstinkt, Raubinstinkt, Instinkt der Aufforderung zur Fütterung).

6) Die hierbei zur Geltung kommenden Bewegungsmechanismen sind einerseits mimetischer Natur (Nachahmung der sozialen

Ameiseninstinkte: Reinigungsinstinkt, Nahrungsinstinkt [Aufforderung zur Fütterung mit erhobenen Vorderbeinen] und sozialer Verkehrsinstinkt [Mimikry der Fühlerbewegung]); anderseits sind sie den entsprechenden Bewegungsmechanismen der Ameisen konträr (zirkelförmige — statt geradlinige — Bewegung, Sprungvermögen).

7) Durch Zusammenwirkung beider, in 6) charakterisierter Erscheinungen erlangt die Grille bei ihren Wirten eine Scheinduldung. Die mimetischen wie die konträren Bewegungsmechanismen versagen unter ungünstigen Bedingungen ebenso bei den eigentlichen Wirten, als sie bei fremden Ameisen einen ähnlichen oder den gleichen Effekt hervorrufen wie normalerweise bei ihren Wirten.

8) Die Fortpflanzung von *M. acervorum* erfolgt auf rein parthenogenetischem, die von *M. americana* auf rein amphigonem Wege. Das Receptaculum seminis, sowie die Glandulae ductus receptaculi weisen bei *M. acervorum* jedoch noch keinerlei Rudimentationserscheinungen auf. Es ist wahrscheinlich, daß bei einigen der übrigen Arten eine teilweise parthenogenetische (neben seltenerer amphigoner) Vermehrungsweise stattfindet (*M. ochracea, M. nebrascensis*).

9) Die Eiablage erfolgt bei *M. acervorum* (wahrscheinlich auch bei den andern Arten) im Nest der Wirte des betreffenden Weibchens. Es werden nur wenige, auffallend große Eier abgelegt, die in 6 Wochen zur Entwicklung kommen. Die Eiablage erfolgt während des ganzen Jahres, ausschließlich der Wintermonate.

10) *M. acervorum* überwintert sowohl als Imago als auch als Larve mit ihren Wirten. Sie besitzt eine wenigstens 2jährige (vielleicht längere) Lebensdauer.

11) *M. acervorum* (und jedenfalls alle übrigen Formen) folgt ihren Wirten beim Nestwechsel und läßt sich dabei wie diese von den dem Boden anhaftenden Geruchsspuren leiten.

12) Anpassungen im Bau des Körpers:

- a. an die Fortbewegung
  - 1) rundlich eiförmige Gestalt,
  - 2) Sprungbeine;
- b. an den mimetischen Verkehr mit d. Ameisen
  - 1) Verdickung d. Antennen (und Cerci),
  - 2) Erweiterung d. Fühlergruben,
  - 3) Verdickung d. Maxillarpalpen,
- c. an die Lecktätigkeit
  - 1) Hypopharyngealbürstchen,
  - 2) Hypopharyngealgänge.

13) Folgeerscheinungen der parasitischen Ernährung:
a. Vergrößerung des Kropfes und Mitteldarmes,
b. schwache Rudimentation des Proventrikels.

14) Folgeerscheinung der hypogäen Lebensweise: Rudimentation des dioptrischen Apparates des Facettenauges.

15) Folgeerscheinung der durch den Parasitismus bedingten verminderten Auslese: geringe Eiproduktion, Größe und Dotterreichtum der Eier.

Leipzig, im März 1909.

Literatur.

1907. J. Assmuth, Einige Notizen über Prenolepis longicornis Latr. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. III. (1. Folge Bd. XIII).

1904. Ant. Berlese, Illustrazione iconografica degli Acari mirmecofili. Redia, Vol. I, Fasc. II.

1902. L. Bordas, Structure des Tubes de Malpighi, du Réceptacle urinaire et du Canal excréteur (Urètre) des Gryllidae. Bull. de la Soc. Entom. de France. Jg. 1902.

1876. Ign. Bolivar, Sinopsis de los Ortopteros de España y Portugal. Madrid.

1839. Burmeister, Handbuch d. Entomol. Bd. II.

1884. Lawr. Bruner, Two new Myrmecophila from the United States. The Canadian Entomol., Vol. XVI, Nr. 3; London, Ont.

1882. Brunner v. Wattenwyl, Prodromus d. europ. Orth. Leipzig.

1876. — Die morphologische Bedeutung der Segmente, speziell des Hinterleibes bei den Orthopteren. Festschr. z. Feier d. 25jähr. Best. d. k. k. zool.-bot. Ges., Wien.

1825. T. de Charpentier, Horae entomologicae. Vratislaviae.

1895. L. Cuénot, Études physiologiques sur les Orthoptères. Arch. de Biol. T. XIV.

1846. G. Cuvier, Le règne animal distribué d'après son organisation. 3me éd., Paris.

1900. P. Deegener, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanales von Hydrophilus. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII.

1902. — Anmerkungen zum Bau der Regenerationscrypten des Mitteldarmes von Hydrophilus. Zool. Anz. Bd. XXV.

1862. H. L. Elditt, Myrmecophila acervorum Panz., ein für die preußische Insektenfauna neues Tier. Stettin. Ent. Ztg. Jg. XXIV.

1891. C. Emery, Zur Biologie der Ameisen. Biol. Centralbl. Bd. XI.

1902. Escherich, K. Biologische Studien über algerische Myrmekophilen zugleich mit allgemeinen Bemerkungen über die Entwicklung und Bedeutung der Symphilie. Biol. Centralbl. Bd. XXII.

1906. — Die Ameise, Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig, Viehweg & Sohn.

1887. V. Faussek, Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLV.

1896. A. Fenard, Sur les Organes complémentaires internes de l'appareil génital des Orthoptères. Bull. sc. Franc.-Belg. Vol. XXIX.

1896. — Sur les annexes internes de l'appareil génital femelle des Orthoptères. Compt. Rend. Ac. Sc. Vol. CXXII.

1853. Fischer de Freib., Orthoptera Europaea. Leipzig.

1846. Fischer de Waldh., Entomographie de la Russie. T. IV: Orthoptères de la Russie. Moscou. (Sep.: Orthoptera Imperii Rossici.)

1907. A. Forel, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger andrer Insekten. München, Reinhardt.

1886. Joh. Frenzel, Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI.

1868. J. Frivaldsky, A magyarországi Egyenesröpuek Maganraiza. Pest.

1869. V. Graber, Zur näheren Kenntnis des Proventrikels und der Appendices ventriculares bei den Grillen und Laubheuschrecken. Sitz.-Ber. d. K. Ak. d. Wiss. (Math.-nat. Kl.), Bd. LIX. Abt. I.

1879. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen.

1903. J. Gross, Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. XVIII.

1901. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII: Von den Arthropodenaugen. Diese Zeitschr. Bd. LXX.

1908. — Das Sehen der niederen Tiere. Erweit. Bearb. ein. a. d. 79. Vers. d. Naturf. u. Ärzte zu Dresden 1907 geh. Vortrags. Jena, Fischer.

1895. R. Heymons, Die Segmentierung des Insektenkörpers. Abhdl. d. Akad. d. Wiss. Berlin.

1896. — Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten. Morph. Jahrbuch. Bd. XXIV.

1899. — Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Zoolog. Centralbl. Jahrg. VI.

1905. M. Hilzheimer, Studien über den Hypopharynx der Hymenopteren. Jenaische Ztschr. f. Naturw. Bd. XXXIX.

1896. Ch. Janet, Sur les rapports des Lépismides myrmécophiles avec les Fourmis. Extr. d. Compt. rend. hebdomad. des Séanc. de l'Acad. des Sc. T. CXXII.

1897. — Rapports d'animaux myrmécophiles avec les fourmis. Limoges.

1898. — Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Note 17. Système glandulaire tégumentaire de la Myrmica rubra. Paris, Carré et Naud, éd^{s}.

1852. Kelch, Grundlage zur Kenntnis der Orthopteren Oberschlesiens usw. Gymnasialprogramm, Ratibor.

1825. P. A. Latreille, Familles naturelles du règne animal etc. Paris.

1900. Léger & Duboscq, Notes biologiques sur les Grillons. IV: Sécrétion intestinale. Arch. de Zool. expér. et génér. 3^{me} sér. T. VIII. (N. et R.)

1902. — Sur la Régénération épithéliale dans l'Intestin moyen de quelques Arthropodes. Arch de Zool. expér. et génér. 3^{me} sér. T. X.

1860. E. Lokaj, Beschreibung der in Böhmen vorkommenden Ameisenarten mit Rücksicht auf die bisher aus Böhmen bekannten Gäste der Ameisenhaufen. Živa VIII.

1849. Hipp. Lucas, Histoire naturelle des Animaux Articulés de l'Algérie, 2$^{\text{me}}$ et 3$^{\text{me}}$ P$^{\text{ies}}$ Insectes. Explor. scient. de l'Alg. 1840—42, Zoologie; Paris.

1841. Fr. Märkel, Beiträge zur Kenntnis der unter Ameisen lebenden Insekten. Germars Ztschr. f. Entom. Bd. II.

1844. — Ibid. Bd. V.

1906. Wm. S. Marshall und H. Severin, Über die Anatomie der Gespenstheuschrecke Diapheromera femorata Say. Arch. f. Biontologie. Bd. I.

1874. J. T. Moggridge, Harvesting Ants and Trap-door Spiders. Suppl. London. Part. I.

1877. J. Muhr, Über die Mundteile der Orthopteren. Prag (Dominicus).

1888. G. B. Novak, Primo cenno sulla Fauna dell' isola Lesina in Dalmazia. Wien. Ent. Ztg. Jg. VII.

1886. A. S. Packard, The cave fauna of North America, with remarks of the anatomy of the brain and origin of blind species. Nation. Acad. of Scienc. Vol. IV.

1903. — A Textbook of Entomology. New York (Macmillan Comp.).

1799. Panzer, Fauna Insectorum Germaniae, Hft. LXVIII.

1899. A. Petrunkewitsch, Zur Physiologie der Verdauung bei Periplaneta orientalis und Blatta germanica. Zool. Anz. Bd. XXII.

1900. — Die Verdauungsorgane von Periplaneta orientalis und Blatta germanica. Morph. Jahrbücher (Abt. f. Anat. u. Ont.) Bd. XII.

1895. S. A. Peytoureau, Contributions à l'Étude de la Morphologie de l'armure génitale des Insectes. Thèses présentées à la Faculté des Scienc. de Paris etc. (Diss.), Bordeaux.

1830. R. A. Philippi, Orthoptera Berolinensia. Berlin (Diss.).

1874. F. Plateau, Recherches sur les Phénomènes de la Digestion chez les Insectes. Bruxelles.

1898. C. Rengel, Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius. Diese Zeitschr. Bd. LXIII.

1908. E. A. L. Russ, Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren. Zool. Jahrbücher. Bd. XXV.

1877. H. de Saussure, Mélanges orthoptérologiques. V$^{\text{me}}$ fasc. Gryllides.

1819. Paolo Savi, Osservazioni sopra la Blatta acervorum di Panzer. Bibl. Ital. o sia Giornale de Letter., Scienze et Arti etc. Milano T. XV; Agosto 1819 No. XLIV. p. 217—229.

1902. Cam. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena, G. Fischer.

1899. Sam. Scudder, The Species of Myrmecophila in the United States. Psyche, Nov. 1899.

1839. Serville, Histoire naturelle des Insectes, Orthopt. Paris 1839.

1903. Fil. Silvestri, Contribuzioni alla Conoscenca dei Mirmecofili, I: Osservazioni su alcuni mirmecofili dei dintorni di Portici. Annuario del Mus. Zool. della R. Univ. di Napoli (Nuova Serie) V. I.

1907. R. Tümpel, Die Geradflügler Mitteleuropas. Gotha, Perthes. 2. Aufl.

1879. Rud. Türk, Noticias acerca de la Myrmecophila acervorum y a la Saga serrata. An. Soc. Españ. Hist. Nat. VIII. 1879, Cuad. 1. Act.

1903. H. Viehmeyer, Kleinere Beiträge zur Biologie einiger Ameisengäste; 3. Myrmecophila acervorum Panz. Allgem. Ztschr. f. Entom. Bd. VIII.

1905. — Kleinere Beiträge zur Biologie einiger Ameisengaste. II. 11: Myrmecophila acervorum Panz. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. I. (1. Folge Bd. X.)

1890^1. E. Wasmann, Verzeichnis der von Dr. Aug. Forel in Süd-Tunesien und Ostalgerien gesammelten Ameisengäste. Deutsche Ent. Ztschr. Jg. 1890.

1890^2. — Myrmecophila salomonis n. sp. Deutsche Ent. Ztschr. Jg. 1890.

1892. — Internationale Beziehungen von Lomechusa strumosa. Biol. Centr. Bd. XII.

1894. — Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin (Fel. T. Dames).

1896. — Die Myrmekophilen und Termitophilen. Vortrag, Leyden (Brill).

1897. — Zur Entwicklung der Instinkte. Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien. Jg. 1897.

1901. — Zur Lebensweise der Ameisengrillen (Myrmecophila). Natur und Offenbar. Bd. XLVII. Münster, Aschendorff.

1903. — Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses bei den Ameisen- und Termitengästen. Biol. Centr. Bd. XXIII.

1905^1. — Zur Lebensweise einiger in- und ausländischer Ameisengäste. 2. Zur Lebensweise der Ameisengrillen. (Myrmecophila.)

1905^2. — Instinkt und Intelligenz im Tierreich. Freiburg (Herder), 3. Aufl.

1883. A. Weismann, Über die Vererbung. Vortrag.

1904. — Vorträge über Descendenztheorie. Jena, Fischer. (2. Aufl.)

1900. W. M. Wheeler, The habits of Myrmecophila nebrascensis Bruner. Contributions from the Zool. Labor. of the Univ. of Texas, Nr. VII. Psyche, Oct. 1900.

1877. Wilde, Untersuchungen über den Kaumagen der Orthopteren. Bonn 1877 (Diss.).

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

al.dig, Darminhalt;
b.cop, Bursa copulatrix;
b.m, Basalmembran;
ct, Cuticula;
chr, Chromatin;
cont, Grenzlinie zwischen äußerer und innerer Linsenschicht;
c.ad, Fettkörper;
clyp, Clypeus;
cal.gust, Geschmacksorgane des Epipharynx;
cil.sens, tactile Sinnesborsten;
cr.reg, Regenerationskrypten;
centr.reg, Regenerationszentrum;
cell.disc, sich auflösende Zellen;
cell.adol, junge Epithelzellen;
cell.ad, erwachsene Epithelzellen;
cam.term, Endkammer;

cing.transm, Schaltzone;
d.mg, großer Zahn des Interradius;
d.lat, kleiner Zahn des Interradius;
desm, Desmochondren;
dt.hyp, Hypopharyngealgang;
dt.ov, Ovidukt;
dt.sal, Ausführungsgang der Speicheldrüsen;
dt.rec, Ausführungsgang des Receptaculums;
dt.prov, Verbindungsrohr zwischen Kropf und Proventrikel;
dt.gl, Ausführungsgang einer Drüsenzelle;
ep, Epipharynx;
foss.ep, Epipharynxgrübchen;
furc.hyp, Hypopharyngealgabel;
fib.hyp, Hypopharyngealspange;
fil.term, Endfaden;
foss.con, Kristallkegelgrube;
gl, Glossen;
gl.ep, Epipharyngealdrüsen;
glob, »Knöpfchen«;
ingl, Kropf;
int.ov, Ovarialhülle;
l_1—$_3$, die drei Schichten der Cornealinse;
l.m, Längsmuskeln;
lbr, Labrum;
lob.lat, Seitenlappen des Hypopharynx;
lob.med, Mittellappen des Hypopharynx;
lam.sup, obere Valven der Legescheide;
lam.inf, untere Valven der Legescheide;
m, Muskulatur;
ment, Kinn;
m.hyp.med, mittlerer Hypopharynxmuskel;
m.dt.sal, Öffnungsmuskel des Speichelganges;
m.dent, Muskel zur Bewegung der großen Zähne;
marg.cil, Stäbchensaum;
ne.hyp, Hypopharynxnerv;
n.diss, in Auflösung begriffener Kern;
n.ep, Epithelkern;
n.ep.ext, äußerer Epithelkern;
n.ep.int, innerer Epithelkern;
n.gl, Drüsenzellkern;
n.ep.foll, Kern des Follikelepithels;
n.pg, Pigmentzellkern;
n.rh.sup, oberer Sehzellenkern;
n.rh.inf, unterer Sehzellenkern;
oes, Oesophagus;
or.gen, Genitalöffnung;
or.dt.hyp, dorsale bzw. ventrale Mündung der Hypopharyngealgänge;
pr.tent, mittlerer Tentorialzapfen;
pen.hyp, Leckbürstchen des Hypopharynx;
plpf, Palpifer;
pap.hyp, Mündungshöcker der Hypopharynxgänge;
pg, Pigment;
rad, Radius;
r.m, Ringmuskulatur;
rec.sem, Receptaculum seminis;
ret, Retinula;
st, Sternit;
s.ment, Submentum;
stil, Stiftchensaum;
secr, Sekret;
tub.ov, Ovarialröhre;
ventr, Ventrikel (Mitteldarm);
vac, Vakuole.

Tafel XXII.

Fig. 1. *Myrmecophila acervorum* Panz. ♀ (erwachsene Form). 20 : 1.

Fig. 2. *M. ochracea* Fisch. ♀. 24 : 1.

Fig. 3. *M. ochracea* Fisch. ♂. 24 : 1.

Fig. 3*a*. Stück des basalen Teiles eines Fühlers von *M. ochracea* ♂. 110 : 1.

Fig. 4. *M. nebrascensis.* Querschnitt durch den breitesten Teil des Hypopharynx; *pen.hyp,* Leckbürstchen. 120 : 1.

Fig. 5. *M. ochracea.* Hypopharynx von der Oberseite; *dt.hyp.,* Hypopharyngealgänge. 110 : 1.

Fig. 6. *M. ochracea.* Hypopharynx von der Unterseite; *pen.hyp.* Leckbürstchen. 110 : 1.

Fig. 7. *M. acervorum.* Etwas schräger, nahe der Mitte geführter Sagittalschnitt durch den Kopf. Der Hypopharyngealgang (*dt.hyp*) ist in seinem ganzen Verlaufe eingezeichnet. 97 : 1.

Fig. 8. ***M. nebrascensis.*** Schematischer Querschnitt durch den vorderen Teil des Hypopharynx mit den beiden Hypopharyngealgängen (*dt.hyp*). 110 : 1.

Fig. 9. ***M. acervorum*** ♀. Hinterleibsende mit Legescheide von der Bauchseite. (Die Behaarung der Legescheide ist fortgelassen.) 60 : 1.

Tafel XXIII.

Fig. 10. ***M. acervorum.*** Querschnitt durch den Proventrikel (5 μ); ***m.dent,*** die Muskeln der großen Zähne, die nach dem Verlassen der Zähne divergieren und unter den beiden Nachbarradien inserieren. 627 : 1.

Fig. 11. ***M. ochracea.*** 15 μ dicker Längsschnitt durch den Proventrikel. 194 : 1.

Fig. 12. ***M. acervorum.*** Proventrikel, flächenhaft angeschnitten; ***m.dent,*** die oralwärts divergierenden Muskeln der großen Zähne. Die Ringmuskulatur ist nur an den tieferen Stellen sichtbar. 155 : 1.

Fig. 13. ***M. acervorum.*** Mitteldarm, flächenhaft angeschnitten, so daß einerseits die Regenerationskrypten (*cr.reg*), anderseits das zwischen ihnen befindliche Muskelgeflecht sichtbar wird (*m*). 460 : 1.

Fig. 14. ***M. acervorum.*** Mitteldarmepithel im Ruhestadium. Über den eigentlichen Regenerationszentren (*centr.reg*) liegen die noch verzahnten jungen Epithelzellen (*cel.adol*). *al.dig,* im Darminnern zu verdauende Nahrungsbestandteile. 750 : 1.

Fig. 15. *M. acervorum.* Mitteldarm im Stadium der totalen Zellauflösung. Die Kerne befinden sich in verschieden weit fortgeschrittener Chromatolyse. 800 : 1.

Fig. 16. ***M. acervorum.*** Mitteldarm nach beendeter Epithelauflösung; nur die Stützlamelle (*b.m*) und die ihnen aufsitzenden Krypten (*cr.reg*) sind sichtbar. 460 : 1.

Fig. 17. ***M. acervorum.*** Geschlechtsapparat in toto herauspräpariert; mit je einem nahezu reifen Ei in jeder Ovarhälfte. 60 : 1.

Fig. 18. ***M. acervorum.*** Ovarialröhre einer mittleren Form (Stad. V). Das Chromatin der Endkammerkerne (*cam.term*) teilweise in Schleifenform. 600 : 1.

Fig. 19. ***M. nebrascensis.*** Teil des Ausführungsganges des Receptaculum seminis mit den Gangdrüsen, die durch feine Gänge (*dt.gl*) in das Lumen desselben einmünden. Die Wand des (gefüllten) Receptaculums befindet sich in gespanntem Zustand. 290 : 1.

Fig. 20. ***M. acervorum.*** Receptaculum seminis mit (etwas schräg angeschnittenem) Ausführungsgang. Das Receptaculum befindet sich im ungespannten (leeren) Zustand. Die Gangdrüsen sind jedoch in ungeschwächter Funktion (*secr*). 290 : 1.

Tafel XXIV.

Fig. 21. ***M. formicarum.*** Kopf mit den gewaltig erweiterten Fühlergruben, den verdickten Antennen und den rudimentären, zu einem Drittel in die Fühlergruben eingeknickten Facettenaugen. 60 : 1.

Fig. 22. Der typische Kopf einer andern Gryllodee (*Nemobius sylvestris*) zum Vergleich. Im Gegensatz zu *Myrmecophila* sind die Augen groß, die Fühler fadenförmig dünn und die Fühlergruben flach und klein. 25 : 1.

Fig. 23. *M. acervorum.* Längsschnitt durch das Facettenauge, der die völlige Rückbildung der Kristallkegel bei vollkommener Erhaltung der Retinaelemente zeigt. *foss.con.* die für das Gryllodeenauge typische trichterförmige Einsenkung, in die normalerweise der Conus eingesenkt ist. 1100 : 1.

Fig. 24. *M. acervorum.* Querschnitte in verschiedener Höhe durch einzelne Ommatidien. *a*, oberer Schnitt mit vier Rhabdomeren; *b* und *c*, Verzahnungszone der vier oberen und drei unteren Rhabdomere; *d*, tiefer Schnitt durch die drei unteren Rhabdomere. 1100 : 1.

Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden.

Von

E. Martini

(Rostock).

Vergleichend histologischer Teil.

IV.

Tatsächliches.

Mit Tafel XXV, XXVI und 21 Figuren im Text.

Wenn ich jetzt mit dem anatomischen Teil meine Studie über Subcuticula usw. vorläufig abschließe, so geschieht es nicht, weil ich endlich das erwünschte Material zusammen habe, sondern weil ich einsehe, daß ich dies Ziel unter den hier obwaltenden Umständen doch in absehbarer Zeit nicht erreichen werde, so daß es klüger ist, die schon seit Jahr und Tag gesammelten Beobachtungen so, wie sie sind, der Öffentlichkeit zu übergeben, damit sie nicht noch mehr veralten, in der Hoffnung, auch nach RAUTHERS schöner Arbeit, in der das Verhältnis von Subcuticula und Seitenfeldern ebenso dargestellt ist, wie es diese Zeilen beabsichtigen und es meine entwicklungsgeschichtlichen Studien von 1905 an getan haben, doch noch durch das reichere Vergleichsmaterial einiges Interessante bieten zu können, zumal da die völlige Übereinstimmung von RAUTHERS anatomischen und meinen entwicklungsgeschichtlichen Resultaten es bisher nicht vermocht hat, unsrer Auffassung allgemeine Anerkennung zu verschaffen.

Es sei gestattet, als Einleitung einiges aus der Literatur, besonders seit SCHNEIDERS Monographie, ins Gedächtnis zurückzurufen. Eine vollständige Literaturübersicht beabsichtige ich nicht zu geben. Bei dem großen Umfang und der Zerstreuung der Nematodenliteratur, in der sich doch fast überall eine kleine histologische Notiz befinden könnte, habe ich mich im wesentlichen auf die Beschaffung der wichtigsten Arbeiten beschränkt, und auch die ist nicht ohne Schwierigkeit gelungen. Sollte ich daher einen Autor nicht erwähnen, der bereits das ausgesprochen, was diese Zeilen zu beweisen trachten, so entschuldige er es gütigst mit der oben erwähnten Schwierigkeit und mache mir durch kurze Mitteilung die Freude, einen Bundesgenossen kennen zu lernen.

In seiner Monographie stellt SCHNEIDER (1866) das Verhältnis von Subcuticula und Längsfeldern folgendermaßen dar: In der Subcuticula fehlt außer bei *Gordius* jede Trennung in Zellen, und selbst Kerne sind darin nie allgemein, sondern nur an besonderen Stellen zu finden, so vereinzelt im Kopfende, häufiger in der Schwanzspitze (*Oxyuris curvula*). Es lasse sich wohl vermuten, daß die Kerne auf einem embryonalen Stadium zahlreicher und allgemeiner existierten, aber untergegangen seien. Die subcutane Schicht setze sich nach innen in die Medianlinien fort. Bei manchen Gattungen (*Mermis*, *Leptodera*, *Oxyuris*) liegt in der Medianlinie eine Reihe von Kernen, vielleicht überall im Jugendzustand. Das Gewebe der Seitenfelder hängt nach außen mit der subcutanen Schicht ohne Unterschied zusammen, ist jedoch nach innen mehr oder weniger davon verschieden. Fast immer zerfällt die Seitenlinie in eine untere und obere Hälfte, in der weichen, körnerhaltigen Substanz derselben sind zahlreiche Kerne eingebettet. Entweder bilden dieselben in jeder der beiden Hälften eine Längsreihe (*Mermis*, Ascariden der Fische), oder sie sind regellos zerstreut. Wenn man auch bei vielen Species im Seitenfeld keine Kerne findet, so läßt sich doch annehmen, daß sie in jüngeren Stadien vorhanden waren.

In der nächstfolgenden Literatur finden wir dann eine Menge Angaben über Kerne in den Seitenfeldern bald dieser, bald jener Nematodenspecies.

So fand BÜTSCHLI (1871) bei den Oxyuren der *Periplaneta* die Subcuticula frei von Kernen, die dagegen in den Längslinien vorkamen. Besonders beachtenswert ist, daß er in den Seitenfeldern von *Oxyuris Diesingi* eine mittlere Reihe von großen und über und unter derselben eine Reihe von kleinen Kernen beobachtete, also bereits eine Dreiteilung des Seitenfeldes. Dieselbe interessante Angabe macht BÜTSCHLI (1872) auch über *Dispharagus denudatus*, bei dem ihm zugleich auffiel, daß die Kernabstände der mittleren Reihe größere sind als in den beiden kleinkernigen dorsal und ventral von ihr. 2 Jahre später (1874) schildert BÜTSCHLI die Seitenfelder der freilebenden Formen als kernhaltig und weist wieder darauf hin, daß Kerne verschiedener Größe in bestimmter Anordnung vorkommen, erwähnt auch von MARION und BASTIAN, daß sie dies wohl gesehen, aber nicht richtig erklärt haben.

GALEB findet dann (1878) in der Subcuticula von *Oxyuris spirotheca* »un très grand nombre de granulations et de noyaux« und »sur un jeune Oxyure appelé à subir des mues on distingue facilement des cellules dans son (der Subcuticula) épaisseur. Les cellules sont arrangées circulairement et en série dans toute la longueur du corps«. Auch in den Längsfeldern findet der Autor große Kerne.

SCHULTHESS findet 1882 bei *Anchylostoma* ebenfalls Kerne in allen (? !) Linien, in den Seitenfeldern in Reihen längs deren Außenrändern (Subcuticula nicht überall deutlich gesehen).

RZEWUSKI fand (1887) in den Seitenfeldern von *Strongylus paradoxus*, die er für andern Gewebes hält als die Subcuticula, zahlreiche Kerne, während er in den Medianlinien unbedeutende kernlose Körnerstränge sieht.

LANG stellt dann (1888) in seiner vergleichenden Anatomie die uns interessierenden Verhältnisse so dar: Die Längsmuskelschicht »ist in vier in der Längsrichtung des Körpers verlaufenden Linien unterbrochen und zerfällt also in vier Längsfelder. Von den Längslinien sind zwei median (dorsale und ventrale Medianlinien), zwei lateral (Seitenlinien). In diesen Unterbrechungslinien ist die subcuticulare Körnerschicht der Haut (Hypodermis) verdickt«. Über Kerne erfahren wir nichts.

COBB fand in demselben Jahre bei *Ascaris Kükenthali* in den Seitenlinien eine ziemlich große Anzahl Kerne, außerhalb der Längslinien in der Subcuticula aber keine. Dagegen konnte er solche bei *Ascaris bulbosa* in allen Teilen der Subcuticula beobachten. Die Tiere waren zum Teil in der Häutung: »Ich bemerkte eine große Anzahl Kerne an der äußersten Grenze der Seitenfelder, einer Stelle, wo im erwachsenen Tier sie in großer Anzahl nicht vorkommen. Sie schienen schiefe Ausläufer in die Subcuticula hineinzuschicken.«

Im selben Jahr findet STRUBELL die Seitenfelder bei *Heterodera Schachtii* dreiteilig. Wie die Cuticula, so werden auch die Seitenfelder von der Subcuticula bekleidet, dieselbe zeigt hier wie überall das gleiche körnige Aussehen, nur werden die Kerne, die sonst sehr spärlich vorhanden (?) sind, etwas häufiger, besonders in der mittleren Abteilung, die sich wulstartig erhebt.

CAMERANO sucht dann in seiner Arbeit von 1889 die Reste der Epidermis, die bei der Cuticulabildung sonst ganz verschwinden kann, in den Seitenlinien, stellt sich also auf einen Standpunkt, den, wie der Leser aus den embryologischen Arbeiten weiß, wir in der Hauptsache zu dem unsern gemacht haben.

STRÖSE findet bei *Str. micrurus* (1891) die kernlose Subcuticula in den Seiten zu den je zwei Kernreihen enthaltenden Laterallinien erweitert.

1892 sagt Stadelmann von *Str. convolutus*, daß er auch hier in der Subcuticula Kerne vermißt. Er hält die Längslinien für mächtiger entwickelte Teile derselben. Die Medianlinien enthalten keine (?) Kerne, dagegen sind die Seitenfelder in zwei Teile geteilt, deren jeder eine Längsreihe von Kernen enthält.

Auch Thiesing (im selben Jahre) findet in der Subcuticula von *Filaria sanguinis* keine Kerne, dieselbe ist beiderseits schwach zu den breiten Seitenfeldern verdickt, die eine Längsreihe (Figur zeigt zwei Längsreihen) von Kernen enthält.

Zur Strassens Figuren in seiner *Bradynema*-Arbeit (1892) zeigen für junge Individuen denselben Bau, wie die meisten Arbeiten, keine Kerne in der Subcuticula, dagegen je zwei solche im Querschnitt der Seitenfelder.

Ebenso findet Angstein die Subcuticula kernlos, desgleichen die Medianlinien. Aus der genauen Beschreibung der Seitenfelder seien hier nur die zwei Kernreihen jederseits vom Excretionsgefäß hervorgehoben.

Ganz anders wieder als diese wesentlich übereinstimmenden Resultate sind die von Jammes. Derselbe sagt (1890) über die Ascaridensubcuticula: Il y a dans la couche granuleuse de petits lits de cellules souvent disposés sur plusieurs rangs mais ne formant jamais un épithélium continu. Ces cellules présentent des aspects variables; rarement cubiques quelques fois arrondies le plus souvent aplaties, parallèlement à la paroi du corps; elles portent un nombre variable de prolongements. Ce sont ces prolongements, qui sur les coups contribuent à donner à la couche son aspect fibrillaire ou feutré. Entwicklungsgeschichtlich erklärt er sich dies dadurch, daß das anfangs prismatische, später flache Epithel dem Wachstum des Tieres nicht folgen kann infolge seiner Funktionslosigkeit und der ungünstigen Lage für die Ernährung. Es zerreißt und zieht sich in Stränge und Inseln aus. Bei den freilebenden Nematoden sei das noch nicht deutlich, sie haben noch eine völlig zellige Ectodermschicht (? !) unter der Cuticula, bei den Oxyuriden finde man dagegen schon die specifische Ausbildung, und dies um so mehr bei größeren Formen.

Dagegen zeigt Jägerskiöld in demselben Jahre für *Ascaris rotunda*, daß die Subcuticula kernfrei, das Seitenfeld dagegen mit drei Kernreihen versehen ist, von denen die mittlere sich anders verhält als die seitlichen. Jägerskiölds Abbildungen (1898) bestätigen seine Angaben für *Ascaris rotunda* auch bei *clavata*, wogegen *decipiens* im zweigeteilten Seitenfeld zahlreiche Kerne in jedem Teil des Querschnittes zeigt. In den Darstellungen von 1897, in denen es dem Autor vor allem auf die Drüsen in den Seitenfeldern ankommt, haben wir über unsre Angelegenheit weniger Angaben.

Sehr deutlich finden wir unsre Anschauungen bei Nassonow ausgesprochen. Braun referiert im Zentralblatt f. Bakt. u. Paras. Bd. XXV, daß derselbe die Matrix der Cuticula bei *Oxyuris flagellum* auf dem Querschnitt aus acht Zellen zusammengesetzt fand, von denen im größeren Teil des Körpers sechs durch die Muskeln in die Seitenlinien verdrängt werden. Die Abbildungen in desselben Autors Arbeit von 1887 sind eine Fundgrube für unsre Bilder; sie zeigen die Vielkernigkeit der Seitenfeldhälften bei *Ascaris osculata* und *decipiens*, dagegen die drei Kernreihen bei *Strongylus paradoxus*, die Dreiteiligkeit des Seitenfeldes bei *Sclerostomum armatum*, nur in den Seitenfeldern bei *Oxyuris curvula* ist eine Dreiteiligkeit nicht zu erkennen.

Interessant sind Jerkes' Angaben über die Anatomie von *Oxyuris curvula* und *mastigodes* (1901). Er erkennt den ursprünglich zelligen Bau der Subcuticula an den Kernen, die sich bei jungen Exemplaren noch häufig in den Seitenfeldern und im Schwanze finden. In den Seitenfeldern findet er ovale Körper mit zahlreichen, 3 μ großen Kernen.

Wichtiges stellt über Subcuticula und Längsfelder von *Ascaris megalocephala* K. C. Schneider in seinem Lehrbuch fest. Er unterscheidet hier Fibrillen, die in enger Beziehung zur Cuticula stehen, und Syncytium. Über die Fibrillen wollen wir hier nicht sprechen. Das Syncytium, dem dieselben eingelagert sind, bildet die Subcuticula und die Längsfelder, bis auf eine Längsreihe von Zellen in den Seitenfeldern, welche letztere in eine dorsale und ventrale Hälfte teilen und mit den Fibrillen in engem Zusammenhang stehen. Das Syncytium enthält sowohl in der Subcuticula als in den Längswülsten Kerne, die in der Subcuticula klein, in den Seitenfeldern zum Teil größer sind. In letzteren finden sich außerdem Haufen kleinster Kerne, Herde der Kerndegeneration. Nach dieser klaren Darstellung frappiert die Deutung beider Gewebe. »Aus dem Mitgeteilten geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß die Stützfibrillen nicht zum Syncytium gehören, daß also im Epiderm zwei verschiedene Elemente vorliegen, deren eines Beziehungen zur Cuticula aufweist und daher zweifellos epidermalen Ursprunges ist, während das andre, wie besonders aus seinen Beziehungen zum Nervensystem hervorgeht, dem nicht selten im Epiderm gelegenen Hüllgewebe der Anneliden verglichen werden kann. Die Stützfibrillen sind Reste der epidermalen Zellschicht, die embryonal nachweisbar ist, aber später unter Verlust der Kerne in die Cuticula eingehen soll (Zur Strassen). Echte Deckzellen, oder wenigstens unzweideutig epidermale Zellen erhalten sich nur in der medialen Zellreihe der Seitenwülste; sie sind aber für das Verständnis des Fibrillengewebes um so wichtiger, als wir in ihnen die gleichen, zur Cuticula in Beziehung stehenden Fibrillen wie sonst überall antreffen, und die seitliche und basale Grenze des Zellkörpers durch Abgabe von Fasern einigermaßen verwischt wird. Nach Zur Strassen u. a. geht die sogenannte Subcuticula nach Degeneration des Epiderms aus dem Mesoderm hervor, auf letztere kann also nur das Syncytium bezogen werden, für welches vergleichbare Bildungen bei andern Würmern bereits erwähnt wurden.«

1905 beschreibt dann Loos anläßlich seiner *Anchylostoma*-Monographie auch die Subcuticula und Längslinien dieser Tiere als einheitliches Gewebe und schildert die in die Seitenfelder eingebetteten Organe, das Excretionsgefäß und die Cervicaldrüse. Die Subcuticula findet er kernlos, die Medianlinien mit spärlichen Kernen versehen, die Laterallinien der Höhe nach zweiteilig und jeden Teil mit einer Reihe von Kernen versehen. Die median gelegenen, von Schulthess beschriebenen Kerne vermißt er.

Goldschmidt schildert dann die einschlägigen Verhältnisse bei *Ascaris* 1906 folgendermaßen: Am Aufbau der Seitenlinie von *Ascaris* beteiligen sich nicht weniger als sieben Bestandteile, wenn wir von Nerven, Ganglienzellen und der Glia absehen: 1) die Subcuticula, 2) die Zellen der Medianreihe, 3) das Grundgewebe der Seitenlinie, 4) das excretorische Drüsengewebe, 5) die Bildungszellen gewisser Stützfibrillen, 6) Wanderzellen, 7) die Seitenkanäle.

Die Subcuticula der Seitenfelder ist in deren Mitte von den Zellen der Medialreihe (vgl. Schneider) unterbrochen, verhält sich aber sonst genau so wie die ebenfalls kernhaltige Subcuticula des übrigen Körpers. Innerhalb dieser folgt jederseits das Grundgewebe (zu dem die Fibrillen gerechnet werden) mit peripher gelegenen Kernen und Kernhaufen von winzig kleinen Kernen. In diesem Grundgewebe liegen stellenweise die als 5) und 6) bezeichneten Bestandteile, und endlich im Bereich des Excretionskanals jederseits der mittleren Zellreihe eine Gewebsmasse, die sich im Querschnitt in ovaler Gestalt scharf vom übrigen Seitenliniengewebe abhebt und als Excretionsorgan gedeutet wurde. So verhalten sich *Ascaris lumbricoides*, *megalocephala*, ebenso nach der Literatur *Ascaris decipiens* und *osculata*.

Als ectodermale Epidermis faßt Goldschmidt die syncytiale Subcuticula und die Zellen der Rücken- und Bauchlinie und der lateralen

Medianreihe auf. Dagegen ist das Grundgewebe der Seitenlinien, das bei *Ascaris* vielkernig syncytial ist, sonst aber auch einfache Zellreihen bilden kann, mesodermal. Über die Keimblattabkunft der sub 4–6 genannten Zellen fehlt Angabe.

Dieser kompliziertesten aller bisherigen Darstellungen gegenüber ist die RAUTHERS (1907) sehr einfach. Nach ihm ist Subcuticula und Längslinien ein Gewebe, ectodermal und Matrix der Cuticula. Die Kerne liegen in den Längslinien, wohin sie durch die Muskulatur verdrängt sind, und zwar erhält die Seitenlinie drei Kernreihen, die Ventrallinie ebenfalls Kerne; die Dorsallinie enthält solche nur im Vorderende, sie fehlen überhaupt in den Submedianlinien. Diese Beobachtungen sind an *Mermis* gemacht.

Besonders ein Vergleich zwischen SCHNEIDERS und GOLDSCHMIDTS Angaben einer-, RAUTHERS anderseits, lehrt deutlich, wie die Kontroverse steht.

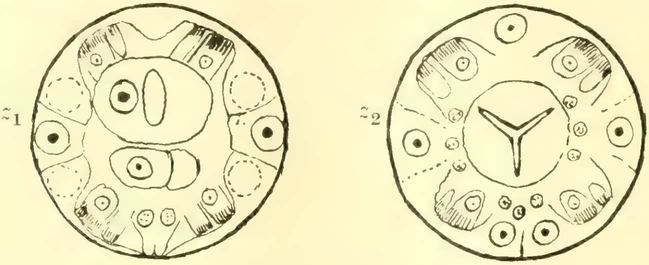
Die Methode, mit der ich dies Problem zu lösen versuchte, ist die der vergleichenden Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie. Der entwicklungsgeschichtliche Teil liegt ja fertig vor, ich werde sein hier interessierendes Resultat nachher kurz rekapitulieren. In dem jetzigen vergleichend anatomischen Teil ging ich so vor, daß ich mir sowohl Flächenpräparate der Leibeswand anfertigte, als auch dieselbe auf Schnittserien, besonders Querschnitten, studierte. Die verschiedenen Färbemethoden seien bei den einzelnen Abteilungen erwähnt.

Tatsächlicher Teil.

Die Entstehung von Subcuticula und Längsfeldern bei der Nematodenlarve.

Gleichzeitig mit RAUTHERS Arbeit erschien meine Studie über diesen Gegenstand, deren Resultate, an *Cucullanus elegans* gewonnen, wie der Leser aus dem folgenden ersehen wird, sich fast genau mit RAUTHERS Ansicht decken und sich später an der Entwicklung von *Pseudalius minor, Nematoxys ornatus* und *Rhabdonema nigrovenosum* bestätigen ließen.

Nach diesen Untersuchungen stellt sich der Bau der Epidermis junger Larven folgendermaßen dar: Die Subcuticula ist kernlos, sie ist ein Teil der in den Längslinien gelegenen Zellen, und zwar enthalten die Seitenlinien in dem mittleren Körperabschnitt drei Zellreihen, von denen die dorsale und ventrale gleichartig und oft von der Medianreihe verschieden sind. Die Kerne der Lateralreihen stehen rechts und links symmetrisch. Die Ventrallinie enthält ebenfalls ectodermale Kerne in ihrer ganzen Ausdehnung, die Dorsallinie solche erst in ihrem vordersten Teil. (Dies könnte gerade so gut Rauther als Resümee des betreffenden Abschnittes seiner *Mermis*-Arbeit geschrieben haben.)



Textfig. z_1 und z_2.
Schematische Querschnitte der Nematodenlarven. $_1$ in der Mitte, $_2$ im Kopfende.

Damit ist also die Seitenlinienfrage für die Larve entschieden. Was sich noch erübrigt, ist nur, zu zeigen, daß die Verhältnisse der erwachsenen Nematoden in den meisten Fällen dieselben sind, abgesehen von einigen Kernvermehrungen, wie sie ja bei den meisten Tieren in der Wachstumsperiode vorkommen, und daß die etwas weiter abweichenden Befunde, die bei einzelnen Formen sich ergeben, im Grunde nur geringe Modifikationen des allgemeinen Bautypus darstellen. Dabei erscheinen mir die Verhältnisse bei *Ascaris megalocephala* und Konsorten durchaus nicht als die schwerst erklärlichen.

Einleitend möchte ich jedoch noch bemerken, daß ich die Begriffe Ecto-, Meso- und Entoderm hier im entwicklungsgeschichtlichen Sinne gebrauche. Daher kann ich auch aus dem histologischen Befund einen sicheren Schluß auf den ecto- oder mesodermalen Charakter eines Teiles nicht ziehen. Anderseits ist zu bemerken, daß den an den angeblichen Untergang des Ectoderms bei *Anthrakonema* und *Bradynema* nach Zur Strassen angeknüpften Anschauungen durch meine embryologischen Untersuchungen der Boden entzogen ist.

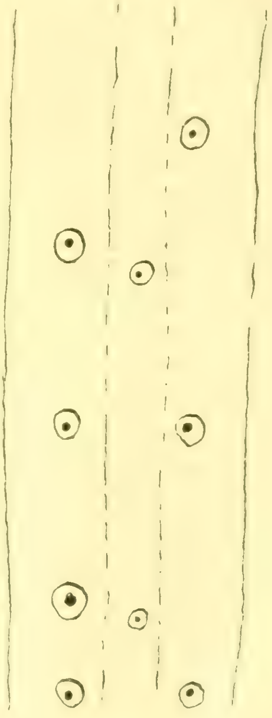
Beobachtungen an erwachsenen Nematoden.

A. Meromyarier.

I. *Rhabditis teres.*

Nach langer vergeblicher Mühe gelang es mir, bei *Rhabditis teres*, von der ich vor 3 Jahren aus faulen Regenwürmern reichlich Material erhalten, nachdem alle Versuche, günstig gefärbte Totalpräparate zu erhalten, fehlgeschlagen waren, mit der Methode von GIEMSA bei Sublimatmaterial eine durchsichtige Färbung zu erzielen, die die Kerne des Hautmuskelschlauches in den von den Eingeweiden nicht zu prall ausgestopften Teilen sehr schön, in letzteren auch noch zum Teil gut erkennen ließ.

Die beiliegende Textfig. *aa* stellt im Schema ein Stück der Seitenlinie aus dem hinteren Teile des Tieres, eine Strecke weit vor dem After dar. Man erkennt deutlich die Dreiteiligkeit der Seitenlinie, deren mittlerer Teil sich im Präparat, wenn er auch allmählich in die seitlichen übergeht, doch durch die viel geringere Tinktion seines reticulären Plasma deutlich gegen die kompakten Massen der letzteren abhebt. Im mittleren Teil sind die Kerne seltener und kleiner, in den seitlichen, in denen sie häufig symmetrisch stehen, sind sie groß, fast so groß wie die Muskelkerne. Die Nuclei sind bläschenförmig, mit einem großen chromatischen Nucleolus in der Mitte oder etwas exzentrisch.



Textfig. *aa*.

Rhabditis teres. Stück eines Seitenfeldes. Flächenbild.

Die Schnitte Fig. 82 *a* und *b* entstammen dem Vorderende derselben Species. Das Objekt war mit FLEMMINGscher Flüssigkeit fixiert und mit Safranin gefärbt. Beide Schnitte gehören der Gegend etwas hinter dem Nervenring an. *a* liegt noch weiter vorn als *b*. Auf beiden Figuren tritt die Dreiteilung der Seitenlinie deutlich hervor. Während dieselbe aber hinten noch ein breites Mittelfeld einschließt, ist das letztere vorn sehr schmal geworden und trägt den Durchschnitt des Excretionskanals. Diese Verengerung des Mittelfeldes nach vorn läßt sich übrigens an Totalpräparaten ebenfalls recht schön deutlich erkennen. Bezüglich der Kerngröße und -Zahl bestätigen die Bilder das, was die Flächenansicht lehrt.

In der Subcuticula habe ich sonst weder am Totalpräparat noch am Schnitt, soweit sich die Muskelstreifen erstrecken, Kerne wahrnehmen können. Auch in der Rückenlinie sah ich keine, glaube dagegen, in der Bauchlinie auf den Schnitten mit ziemlicher Sicherheit Nuclei entdeckt zu haben. Nur vorn, wo beide Medianlinien beträchtlich an Höhe zunehmen, sah ich in ihnen sehr deutlich Kerne auftreten. Auch die Kerne der Ganglienzellen in der Nervenringgegend sind im Verhältnis zur Kleinheit des Tieres außerordentlich schön und groß.

Der Darm, der bekanntlich nur von zwei Längsreihen von Zellen aufgebaut wird, zwischen denen das Lumen verläuft, zeigt in unserm Bild sehr dünne Wandung, da sich hier seine Höhle dicht hinter dem Ende des Oesophagus stark erweitert, um sich später auf ein geringeres Kaliber zu reduzieren.

Sowohl Totalpräparate als Schnitte lehren das Tier als deutlichen Meromyarier kennen, wozu es ja auch von Bütschli und andern früheren Beobachtern gestellt wird.

II. *Strongylus auricularis.*

Leider stand mir von dieser hübschen Form nicht Material genug zur Verfügung, um meine Studien so vollständig zu gestalten, wie es im Interesse der Sache wünschenswert gewesen wäre, doch konnte ich einige trächtige Weibchen untersuchen.

Unsre Abbildungen führen vier aufeinander folgende Schnitte vor. Die Cuticula ist dick und zeigt nach außen vorspringende dunklere Längsleisten, in deren Querschnitt je ein dunkles Korn, also wohl feines Längsband, sichtbar ist. Die Subcuticula ist unter der Muskulatur sehr dünn, in den Seiten- und Medianlinien schwillt sie zu den entsprechenden Wülsten an, die im Vorderende des Tieres weit höher sind als im Hinterende. Im Vorderende finden wir in allen Hauptlängslinien Kerne, da jedoch hier eine Reihe von Kernen andrer Organe in deren Gewebe eingelagert oder ihm eng angeschlossen sind, so ist die Deutung der Verhältnisse hier nicht so einfach wie im Rumpf, dem unsre Figurenreihe angehört[1].

Hier ist das Seitenfeld deutlich in drei Teile zerlegt: einen schmäleren mittleren, der Lateralstrang und zwei gegeneinander im allgemeinen symmetrische über und unter demselben, der Dorsal- und Ventralstrang. Unter dem Lateralstrang verläuft eine einwärts gerichtete rundliche Verdickung der Cuticula, in der sich im Querschnitt ebenfalls ein mit

---

[1] Wenn ich von Kopfende, Rumpf und Schwanz spreche, so bezeichne ich mit Kopf den Vorderteil, soweit er den Oesophagus und Bulbus enthält, als Rumpf das Stück von dort bis zum After, was dann kommt als Schwanz. Vielleicht könnte man auch noch alles, was vor dem Excretionsporus liegt, mit einem Namen zusammenfassen usw., doch ich glaube, mit diesen Bezeichnungen auszukommen.

Hämalaun dunkel färbbares Pünktchen findet, für das ich eine Deutung nicht geben kann. Derartige kanalartige Bildungen oder Gallertfädchen oder, was es sein mag, finden sich sehr häufig unter dem Lateralfeld der Nematoden in der Cuticula, die hier oft eine Abweichung von ihrem Bau auf der übrigen Körperoberfläche zeigt.

Wir finden nun in jedem der drei Stränge eine Kernreihe. Die Nuclei der Dorsal- und Ventralreihen sind zahlreicher. Fast auf jedem zweiten oder dritten 10 μ-Schnitt begegnen wir einem Paar von ihnen, denn, wie in Fig. 83 *b* und *d*, stehen sie meist symmetrisch einander gegenüber. Sie sind groß, bläschenförmig, mit wenig Chromatin und deutlichem Nucleolus. Die Kerne des Lateralstranges dagegen sind wesentlich seltener, einer von ihnen ist in Fig. 83 *c/d* dargestellt. Sie zeigen relativ weniger Chromatin, als die der paarigen Teile, übertreffen dieselben aber wesentlich an Größe. Solcher Kerne finden sich, zu genauer Feststellung fehlte mir Vergleichsmaterial an lückenlosen Serien, nach der Taxe etwa zwölf im Längsfeld. Dabei ist noch bemerkenswert, daß sie rechts und links immer genau symmetrisch auftreten. Ihre geringe Zahl und ihre Symmetrie erinnert noch sehr an die Verhältnisse, wie wir sie bei der Larve getroffen haben.

Weitere Komplikationen zeigen die Seitenwülste nicht, etwa durch Kanäle, wie die Sclerostomen und Verwandten, abgesehen natürlich vom Excretionsorgan.

Außerhalb der Seitenwülste habe ich nie Kerne in der Subcuticula bemerken können, ebensowenig in den Dorsalwülsten des Rumpfes, dagegen zeigt die Bauchlinie durch die ganze Länge des Körpers, wenn auch vereinzelte Nuclei, einen solchen stellt bei gleicher Vergrößerung wie Fig. 83 *a—d* die Fig. 83 *e* dar.

Mithin zeigt bei dieser Form sich ganz dasselbe Verhalten der Subcuticula und der Seitenfelder, wie bei den Larven, mit dem einzigen Unterschied, daß die Zellen innerhalb jeder Reihe sich zu einem Syncytium vereinigt und außerdem die Nuclei der Dorsal- und Ventralreihe sich vermehrt haben, während in der Lateralreihe wenige oder gar keine Kernteilungen vorgekommen sind.

Was die übrigen Organe betrifft, so ist von der Muskulatur unsres Wurmes zu sagen, daß sie durchaus mero- und platymyar ist. Wieviel Muskelzellen die einzelnen Tiere besaßen, kann ich leider nicht sagen, kann daher auch nicht behaupten, ob sie mit den für *Oxyuris curvula*, *ambigua*, *vermicularis* ermittelten oder der der Sclerostomen übereinstimmen, doch komme ich hierauf an anderm Orte zurück, wenn es mir gelingt, Material zu erhalten.

Der Darm ist auffallend dadurch, daß der ganze Mitteldarm nur aus zwei Zellreihen aufgebaut ist, deren Kerne sich in alternierender Stellung finden, wie wir sie sonst in der Gattung *Rhabditis* gewohnt sind. Der in Fig. 83 *b* mit eingetragene Darm zeigt mit leidlicher Deutlichkeit die Zusammensetzung aus zwei Zellen und den riesigen Kern einer derselben, dessen Kernkörperchen etwa die Größe eines der Seitenfeldkerne besitzt. Sehr ausgeprägt ist ferner der Stäbchensaum, der das enge Lumen begrenzt.

Durch die Einfachheit seiner Muskulatur, seiner Seitenfelder und seines Mitteldarmes trennt sich diese Form weit von der Gattung *Strongylus* und *Sclerostomum* und wird deswegen auch hier behandelt.

III.

Gehen wir jetzt zur Gattung

Oxyuris

weiter, die uns früher schon so primitive Verhältnisse bezüglich der Muskulatur (Martini, 1907) ergeben hat. Treffen wir hier auch primitive Verhältnisse der Seitenfelder? Im allgemeinen kann man diese Frage bejahen. Ich untersuchte *Oxyuris ambigua, vermicularis* und *curvula.* Nur *O. curvula* zeigt hier eigenartig modifizierte Verhältnisse.

Doch betrachten wir erst die einfacheren Formen.

Oxyuris vermicularis

zeigt bezüglich der Seitenfelder fast genau das gleiche Verhalten, wie *St. auricularis.* Auch bei dieser Form ist das Seitenfeld dreiteilig und enthält in jedem der Teile eine Längsreihe von Kernen. Dabei stehen die Kerne in dem Dorsal- und Ventralstrang wieder viel dichter als in dem Lateralstrang. Es würde sich also dasselbe Flächenbild ergeben wie bei *Heterakis vesicularis* (s. diese). Erstere beiden Felder lassen dabei deutlich zwei verschiedene Teile erkennen (vgl. Fig. 84), eine basale, dichter gebaute, und eine locker gebaute proximale Schicht, die zum Teil nur wie ein von feinen Plasmasträngen durchsetzter, sonst von Flüssigkeit erfüllter Hohlraum erscheint. Die bläschenförmigen, chromatinarmen Kerne mit deutlichem Nucleolus liegen an der Grenze der sich mit Hämalaun dunkler färbenden Schicht gegen die hellere innere. Sie sind zahlreicher als bei *St. auricularis,* die paarigen Teile sind gegen die Leibeshöhle durch eine Schicht dichten Gewebes abgegrenzt.

Die Kerne der Lateralreihe, die auch hier die der dorsalen und ventralen beträchtlich an Größe übertreffen, sind sonst ebenso gebaut, sie finden sich an der Basis dieses Stranges, der Cuticula dicht anliegend, die hier zu einer scharfen Kante seitwärts vorspringt, einem sogenannten Flügel, wie wir sie bei vielen Nematoden treffen. Auch der Lateralstrang zeigt an der Basis dichteren Bau als medianwärts, doch handelt es sich hier nicht um zwei scharf abgesetzte Zonen, wie im Dorsal- und Ventralteil, sondern die Beschaffenheit ändert sich allmählich von außen nach innen. Die scharfe Begrenzung des inneren Randes durch eine besondere Schicht dichteren Gewebes fehlt dem Lateralwulst, der in seinem inneren Teil einen Gang, das Excretionsgefäß, enthält. Die Zahl der Kerne in diesem Teil des Seitenfeldes ist ebenso wie bei *Strongylus auricularis* eine sehr beschränkte, auch hier dürfte es sich nur um 12—14 solcher Kerne handeln, die sich ebenfalls symmetrisch finden.

Die dunkle basale Plasmamasse der Seitenfelder geht ohne Grenze oder deutlichen Unterschied in die Subcuticula über.

Die Gesamtform der Seitenlinie zeigt sich im Querschnitt vorn höher als hinten, wo sie sich mehr und mehr abflacht.

In der Rückenlinie finden sich im Rumpfe keine Kerne, wohl aber im Vorderende. Dagegen zeigt die Bauchlinie sich in ihrem ganzen Verlauf kernhaltig. Außerhalb der Längslinien wurde in der Subcuticula nie ein Kern entdeckt.

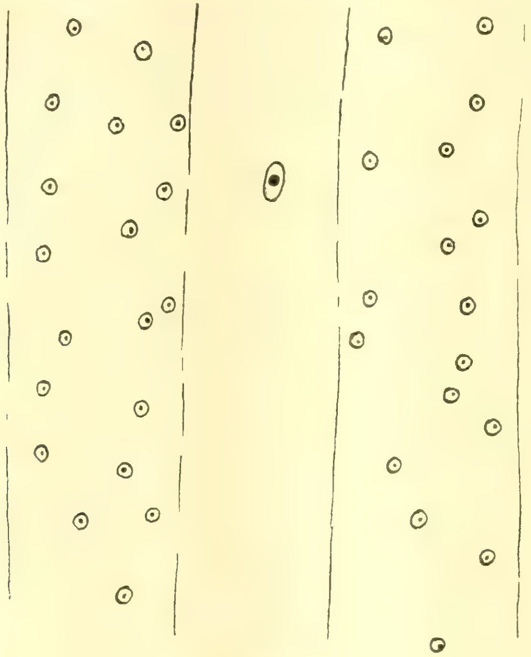
Mit dem Aufhören der Muskelfelder im Schwanz fließen die Längsfelder hier zusammen, und wir haben in dieser Gegend in der Subcuticula zahlreiche Kerne, die in ihrer Größe mit denen des Dorsal- und Ventralfeldes übereinstimmen. Dazwischen findet sich ein größerer Kern in der Verlängerung der Seitenfelder: es ist der letzte seiner Art.

Cobbs Arbeit über die Oxyurenlarven ist mir leider nicht zugänglich gewesen.

Oxyuris ambigua.

Diese Form unterscheidet sich wenig von der vorhergehenden, und es sind unsre Figuren beider Species daher so gewählt, daß sie sich ergänzen. Während bei *O. vermicularis* ein Schnitt durch den hintersten Abschnitt des Körpers gewählt ist, zeigen die Abbildungen von *O. ambigua* Regionen, die weit nach vorn, Fig. 85 *a*, noch im Kopf, Fig. 85 *b* eine Strecke dahinter gelegen sind. Auch diese Schnitte zeigen die Seitenlinie, die hier vorn noch beträchtliche Höhe hat, dreiteilig, mit großen Kernen in dem Lateral-, kleinen im Dorsal- und Ventralteil. Auch hier stehen die großen Kerne des Mittelstranges in weiten Abständen, auch hier finden sie sich symmetrisch rechts und links, auch hier liegt ihr letztes Paar im Schwanz.

Die Unterschiede, welche die Fig. 85 *a* und *b* gegen Fig. 84 aufweisen, sind: 1) die größere Höhe der Seitenlinie; sie nimmt bei allen von mir beobachteten Nematoden von vorn nach hinten ab. So würden auch vordere Schnitte von *O. vermicularis* den gegebenen von *O. ambigua* entsprechen und umgekehrt. 2) Die Lage des Lateralreihenkernes, der sich in Fig. 84 eng der Cuticula anschmiegt, in Fig. 85 *a* und *b* von ihr weiter entfernt ist, als die Kerne der paarigen Felder. Auch diese Verhältnisse stellen sich bei einem Vergleich beider Species als eine Funktion der Entfernung des Schnittes vom Vorderende dar (vgl. auch *Ascaris mucronata*). 3) Die in Fig. 85 *b* dem Seitenfeld eingelagerten Vorderenden des Excretionssystems erklären sich selbst. 4) Die Kerne der paarigen Stränge finden sich im Querschnitt zum Teil zu mehreren. Es ist das ein specifischer Unterschied beider Formen, der auf einer größeren Kernvermehrung in den Dorsal- und Ventralfeldern der größeren *O. ambigua* beruht. Somit sind diese Kerne nicht mehr streng in einer Reihe angeordnet an der oberen und unteren Grenze der Seitenlinie, sondern unregelmäßig in dem ganzen basalen Teil ihrer Felder zerstreut und bilden dort, alle zusammen genommen, einen



Textfig. *bb*.

Oxyuris ambigua. Ein Stück eines Seitenfeldes. Flächenbild.

Kernstreifen jederseits vom Mittelfeld, wie es die Textfig. *bb* zeigt. Eine Textfigur für das Verhalten der Kerne bei *O. vermicularis* habe ich nicht beigegeben. Abgesehen davon, daß sich dasselbe leicht vorstellen läßt, gleicht es dem für *Heterakis vesicularis* in Textfig. *ii* auf S. 567 dargestellten, bis auf den weiteren Abstand der Dorsal- und Ventralreihe vom Lateralstrang bei unsrer *Oxyuris*.

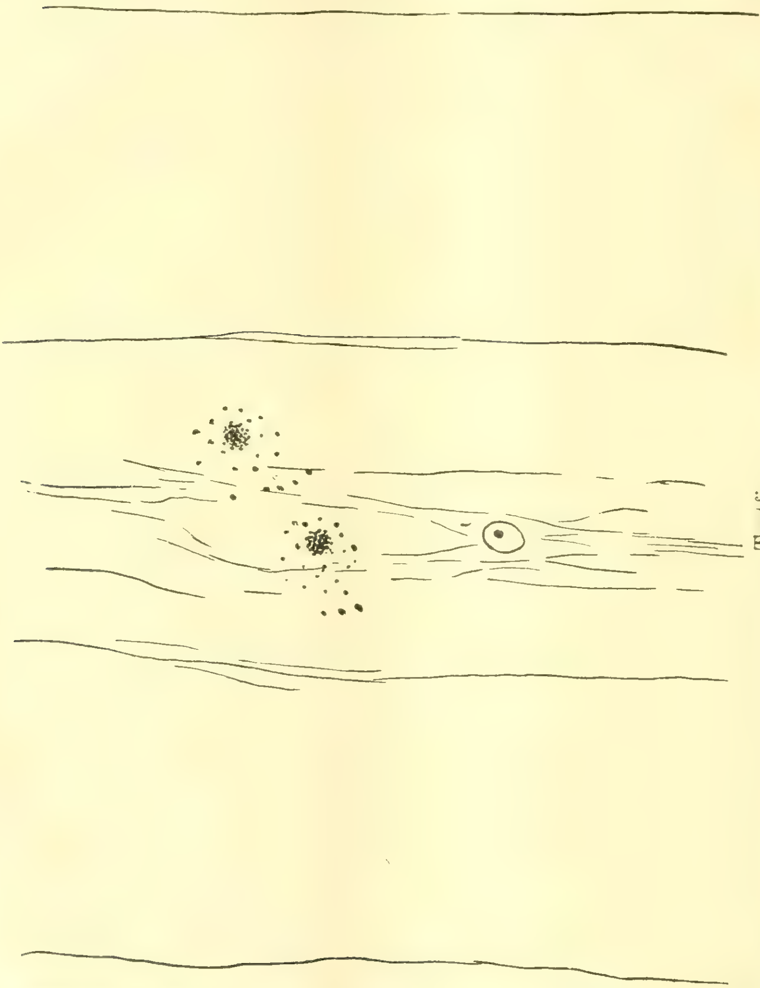
Übrigens sei hier noch bemerkt, was die Skizze nicht erkennen läßt, daß auf einem derartigen Flächenpräparat das mit Hämalaun behandelt ist, der histologische Unterschied zwischen den paarigen Teilen einer-, dem Mittelfeld anderseits, ebenso deutlich hervortritt, wie im Querschnitt. Gegen den bläulichen Ton der ersteren, der besonders gegen die Ränder der Seitenlinie, aber auch ein wenig gegen das Mittelfeld hin dunkler wird, hebt sich letzteres durch einen helleren gelblichen Ton sehr deutlich ab.

Trotz der größeren Kernvermehrung bei unsrer Form ist es mir nie gelungen, in der Subcuticula einen Nucleus außerhalb der Längslinien aufzufinden. Dahingegen liegen solche sowohl in der ganzen Bauchlinie, als auch im Vorderende in der Rückenlinie.

Oxyuris curvula

zeigt nun mit einem Male ganz von den andern beiden untersuchten Formen abweichende Verhältnisse. Bei ihr finden sich Kerne nicht nur in allen Längslinien, auch den sekundären, sondern auch überall in der Subcuticula. Sieht man die Bilder von Nassonow an, die er von Durchschnitten der Seitenfelder gibt, so erkennt man von einer Teilung derselben nichts, sie stellen nichts weiter dar, als eine einfache Verdickung der Subcuticula, in der sich ebensolche Kerne finden, wie in letzterer. Sieht man aber ein Seitenfeld im Flächenpräparat (Textfig. *cc*) an, erkennt man alsbald eine deutliche Dreiteilung. Dieselbe stellt sich aber bei näherer Betrachtung (Querschnitt Fig. 86 *a*) wesentlich anders dar, als bei den andern Formen.

Der dunklere Mittelwulst stellt sich nämlich heraus als hervorgerufen durch Auflagerung eines völlig abweichend gebauten Stranges auf die anscheinend gleichmäßig unter ihm hinwegziehende verdickte, kernhaltige Subcuticula. An Präparaten aber, wo dieser Strang fremdartigen Gewebes weggenommen ist, läßt sich doch deutlich mitten unter ihm ein hellerer Längsstreif in der Subcuticula erkennen, der oft den Eindruck macht, als sei das Seitenfeld gespalten durch Herausreißen eines schmalen mittleren Streifens. Auch der Querschnitt läßt leidlich deutlich die dünnere Stelle des Seitenfeldes in der Mitte erkennen. Den aufgelagerten Gewebsstrang deutet Nassonow, wenn ich ihn recht verstehe, als dem Excretionssystem zugehörig. In demselben, der sich bis zum After erstreckt, finde ich eine Reihe großer Kerne, dieselben stehen auf der rechten Körperseite den entsprechenden der linken genau symmetrisch gegenüber. Ihre Zahl ist gering, doch macht die Anlagerung andersartigen kernhaltigen Gewebes in der Gegend des Excretionsporus eine genaue Bestimmung ihrer Zahl bei dem mir bis jetzt vorliegenden Material unmöglich. Soweit die hintere Hälfte des Rumpfes in Frage kommt, ist ihre Zahl wohl genau dieselbe wie die der Lateralstrangkerne bei den beiden kleinen Species. Alles dies läßt es mich einstweilen für



Textfig. cc.

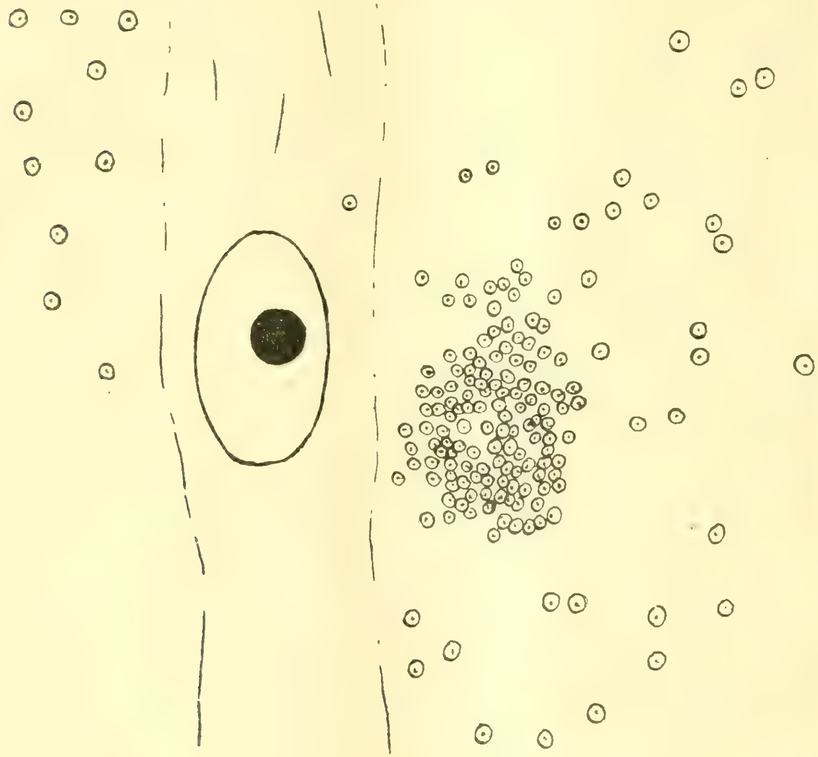
Oxyuris curvula. Ein Stück des Seitenfeldes. Flächenbild.

wahrscheinlich halten, daß es sich bei diesem lockeren, der Seitenlinie anscheinend aufgelagerten Gewebe um den Lateralstrang handelt, der sich stark nach innen vorgedrängt hat; zumal, da das den Kern umgebende Gewebe nirgends scharf von dem übrigen der Subcuticula abgesetzt ist (Fig. 86 *b*), wie es NASSONOW abbildet, sondern kontinuierlich in dasselbe übergeht. Die Lösung des Problems wäre vermutlich bei reichlichem Material und besonders bei geeignetem Vergleichsmaterial nicht schwer.

Übrigens zeigt auch die untere dichtere Schicht des Subcuticulargewebes im Seitenfeld eine beachtenswerte Eigentümlichkeit. Nicht weit von der Mittellinie eines jeden derselben liegen nämlich von Strecke zu Strecke Haufen kleiner Kerne, die so dicht gedrängt sind, daß sie sich zunächst wie ein einziger blauer (Hämalaunfärbung) oder lebhaft roter (Karminfärbung) Fleck ausnehmen, der ungefähr die Größe eines der riesigen Kerne des Mittelstranges hat. Erst stärkere Vergrößerung läßt diese Nebelflecke als eine dicht gedrängte Schar kleinster Kerne erkennen (Textfig. *dd*). Diese Kernhaufen liegen meist annähernd symmetrisch im oberen und unteren Teil der Seitenlinie, oft nicht weit von den erwähnten riesigen Nuclei, deren Anzahl von den Kernhaufenpaaren sicher nur wenig übertroffen wird. Die Stellung dieser Kernhaufen ist im hinteren Körperteil des Wurmes bei allen Exemplaren annähernd die gleiche. Nur selten fehlt ein solcher Kernhaufen an seiner Stelle oder ist durch zwei kleinere ersetzt. Im Vorderteil zeigt sich eine so bemerkenswerte Konstanz anscheinend nicht. Übrigens korrespondieren hinten auch die Kernhaufenpaare der rechten und linken Seite.

Eine nähere Betrachtung der Haufen lehrt, daß sich in ihnen wohl die kleinsten Kerne des ganzen Tieres in unzählbarem Schwarm anhäufen, in der Mitte besonders dicht. Nach dem Rande zu, wo eine Auflockerung des Haufens stattfindet, nimmt die Größe der Kerne bereits zu, und das um so mehr, je weiter sie sich von dem Haufen entfernt haben, in dessen Nähe sich die Kerne noch zahlreicher als sonst in der Subcuticula finden. Mustern wir immer weiter entfernte Nuclei durch, so passieren alle Übergänge von den kleinsten Kernen des Kernnebels bis zu normalen Subcuticulakernen unser Gesichtsfeld.

Es gewinnt daher den Anschein, als ob diese Nebelflecke die Geburtsstätten der subcuticularen Nuclei seien, die hier vielleicht durch direkte Teilung in großen Massen erzeugt werden, wie sie zur Verteilung der Kernsubstanzen durch die Subcuticula bei dem raschen Wachstum des Tieres nötig sind, und sich von dort aus unter langsamer Volumzunahme durch ihren ganzen Bereich ausbreiten. Dadurch würde die oft auffallende Größe der Kerne in den sekundären Längslinien auch leicht verständlich werden. Allerdings wäre damit die Vermutung nahegelegt, daß den übrigen Kernen der Subcuticula außerhalb der Häufchen eine sekundäre Vermehrung überhaupt nicht oder doch lange nicht in dem Maße möglich ist. Mir scheint nun die Deutung die einfachste, daß die Kernnester der oberen und unteren Seitenfeldflächen mit ihren Abkömmlingen der Kernreihe des Dorsal- und Ventralstranges, die großen mehr median im lockeren Gewebe gelegenen Kerne denen des Lateralstranges entsprechen.



Textfig. *dd.*

Oxyuris curvula. Kern des Mittelstranges und Kernhaufen mit kleinen Kernen der Epidermis.

Die Angaben von Ehlers über die Seitenfelder unsrer *Oxyuris* ergeben für unsre Frage nichts. Doch mag erwähnt werden, daß der Autor auf zwei Kanäle aufmerksam macht, die in den beiden Seiten des Schwanzes verlaufen und auf ihre große Ähnlichkeit mit den Röhren des Excretionsorgans hinweist. Diese Röhren fand ich bis fast (30 μ) zur Spitze des Schwanzes reichend.

Wenn JEHRKE von der Subcuticula angibt: »Ihren ursprünglich zelligen Bau erkennt man an den Kernen, die bei jungen Exemplaren sich noch häufig in den Seitenfeldern und im Schwanze vorfinden«, so ist daraus vielleicht zu schließen, daß JEHRKE die kleinen subcuticularen Nuclei der späteren Stadien nicht erkannt hat und also jene Nuclei jüngerer Stadien größer, auch nicht durch die ganze Subcuticula verteilt, sondern auf das Seitenfeld beschränkt waren. Wie weit die Übereinstimmung junger Exemplare von *curvula* mit den kleineren Nematodenarten geht, läßt sich aus dieser Angabe allein leider nicht ersehen.

Sehr interessant sind jedoch die Abbildungen und Angaben über das Männchen. Bei ihm ist die Seitenlinie relativ viel höher und mehr in die Leibeshöhle vorgeschoben; sie zeigte eine deutliche Teilung in ein Dorsal- und ein Ventralfeld durch einen schmalen Streifen dunklen Gewebes, eine Teilung, die wir ja beim ♀ nur selten angedeutet fanden. Leider wird über Kerne in der Subcuticula und den Seitenfeldern des Männchens nichts angegeben.

Über

Oxyuris Diesingi

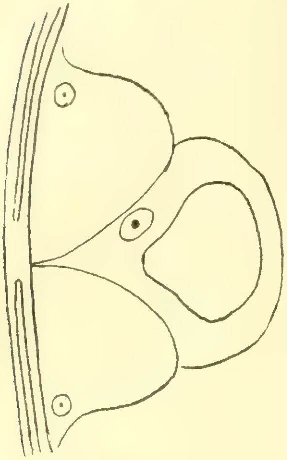
aus *Periplaneta* gibt BÜTSCHLI an, daß die Seitenlinien je drei Kernreihen enthalten, und zwar oben und unten je eine kleinerer, dazwischen eine solche größerer Nuclei. Auch in den übrigen Längslinien hat dieser Autor im lebenden Tier Kerne gesehen, allerdings ein Befund, der mit dem unsrigen nicht übereinstimmt. Dagegen stimmen wir dem Vorkommen von Zellen in der Bauchlinie durchaus bei.

Ferner zitiere ich nach NASSONOW über

Oxyuris flagellum

»Les lignes latérales de *Oxyuris flagellum* sont composées de trois rangées longitudinales de cellules. La rangée de cellules du milieu a à l'intérieur des cavités, qui sont les cavités des organes excréteurs. Ces cavités traversent le corps des cellules ainsi que chez les Ascarides. Le bout postérieur des lignes latérales qui n'a pas de canaux excréteurs est composé ainsi que le bout antérieur de trois rangées de cellules.«

Wir erinnern hier noch an die im Eingang nach BRAUN referierte Anschauung des Verfassers, daß in diesen Zellreihen der Längslinien das Epithel der *Oxyuris flagellum* zu suchen sei. Dabei kann ich nicht umhin, nach NASSONOWS Figur hier als Schema eine Textfig. *ee* von dieser großen *Oxyuris* einzufügen, deren Seitenfeld im Bau offenbar eine Mittelstellung einnimmt zwischen den kleinen Formen, wie *vermicularis*, bei denen das mittlere Feld breit der Cuticula anliegt, und der größeren *curvula*, bei der man das Mittelfeld überhaupt kaum noch zur Cuticula herab verfolgen kann. Es scheint mir dies für die richtige Deutung der Seitenfelder bei letzteren wichtig.

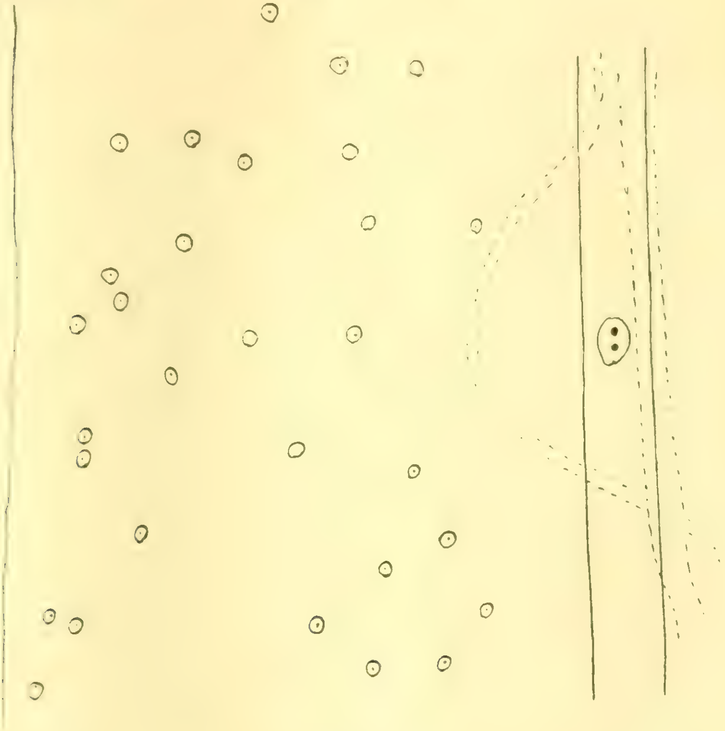


Textfig. *ee*.
Oxyuris flagellum. Seitenfeldquerschnitt, schematisiert nach NASSONOW.

IV. *Sclerostomum equinum.*

Wie in dieser ganzen Arbeit, wollen wir auch an vorliegender Stelle von der Betrachtung der Einschlüsse der Seitenfelder, als Nerven usw., absehen, soweit ihre Betrachtung nicht unerläßlich ist, um über den Organisationsplan von deren Grundsubstanz ins reine zu kommen.

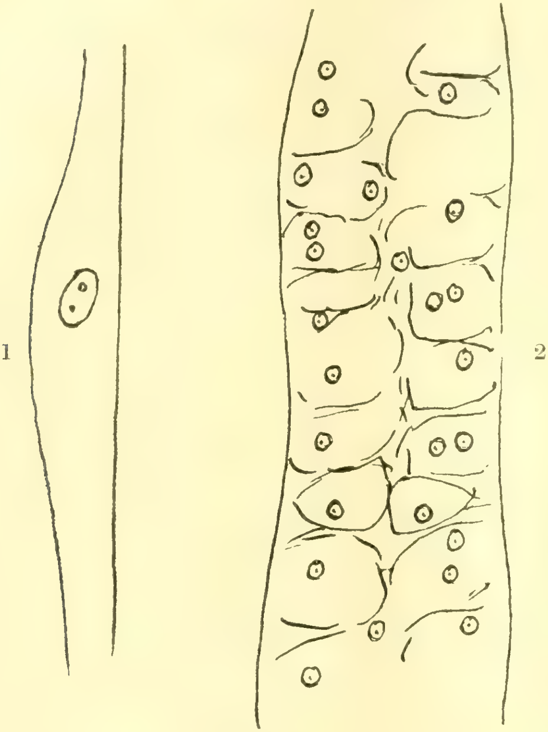
Betrachten wir den Querschnitt Fig. 87, so sehen wir, daß hier von einer Trennung in drei deutliche Stränge nicht die Rede ist. Zwar finden wir ein medianes Septum auf diesem Querschnitt, gebildet durch einen Vorsprung der Cuticula an dieser Stelle, wie wir solche schon mehrfach gesehen haben, darüber liegt ein kleines Feld homogenen Plasmas, und noch weiter nach innen begegnen wir übereinander den Lumina zweier Kanäle. Aber dies mediane Septum ist nicht vollständig, und man gewinnt den Eindruck, daß die rechts und links gelegenen Teile hier in der Mitte kontinuierlich ineinander übergehen. Jede durch das unvollkommene Septum getrennte Hälfte zeigt nun auf dem Querschnitt eine Anzahl kleiner Kerne, die an der Grenze oder im Innern eines dichteren peripheren Plasmas liegen. Das kleine Feld homogenen Plasmas ist der Durchschnitt eines Stranges, der sich, der Cuticula unmittelbar angeschmiegt, durch die ganze Länge des Tieres erstreckt. In ihm findet sich eine Reihe größerer Kerne, nicht eben sehr viele, etwa zwölf, ebenfalls rechts und links symmetrisch, an ganz bestimmten Stellen. Danach kann es, glaube ich, keinem Zweifel unterliegen, daß wir es hier mit dem Homologon des Lateralstranges der bisher besprochenen Nematodenspecies zu tun haben. Die beiden paarigen Teile wären dann einwärts vom medianen zur Berührung gelangt und zu einem einheitlichen Syncytium verschmolzen (vgl. auch *Pseudalius*). Die reichliche Kernteilung hat in jedem dieser Felder dieselben Verhältnisse gezeitigt, wie wir sie unter ähnlichen Bedingungen bei *Oxyuris ambigua* fanden, und die beiliegende Textfig. *ff*, die etwas mehr als die Hälfte eines Seitenfeldstückes in der Flächenansicht vorführt, läßt die Übereinstimmung deutlich hervortreten.



Textfig. *ff*.

Sclerostoma equinum. Stück des Seitenfeldes. Etwas mehr als die Hälfte gezeichnet.

In der übrigen Subcuticula dieser Tiere habe ich, wie alle früheren Beobachter, Kerne völlig vermißt, ebenso in den sekundären Längslinien. Dagegen ist das Vorderende der Rücken- und die Bauchlinie reich an Kernen. Die Mehrzahl der im Rumpfteil letzterer gelegenen Nuclei zeigen sich nun von den kleinen Kernen im Dorsal- und Ventralfeld der Seitenlinie deutlich verschieden und dürften, wie die sich an gleichem Orte findenden Kerne der Oxyuriden dem Nervensinnesapparat angehören. In dem vorderen Teil beider Linien dagegen, wo sich dieselben ebenso wie bei den Oxyuren nicht unwesentlich verbreitern, treffen wir eine Menge kleiner Kerne (Textfig. *gg*) von genau demselben Aussehen, wie die in den paarigen Teilen des Seitenfeldes. Man müßte nun annehmen, daß, wo diese Art Nuclei in den Medianlinien auftreten, sie in der Seitengegend verschwänden; dem ist nicht so. Sie werden vielmehr in der Laterallinie erst weit vorn vermißt, während sie dorsal und ventral sich bis dicht an die Basis der Kapsel erstrecken. Immerhin ist zu beachten, daß es bei diesen Kernen sich nicht mehr um die ursprünglichen der embryonalen Dorsal- und Ventralreihe handelt, sondern daß wohl bei den Vermehrungsvorgängen noch ursprünglich kernlose Teile in der Laterallinie nach vorn, in den Medianlinien nach hinten hin mit Kernen besiedelt wurden.



Textfig. *gg.*

Sclerostomum equinum. 1, Kern aus dem Rumpfteil der Bauchlinie. 2, Kerne im Vorderende der Rückenlinie.

Über die Muskulatur ist ja bereits an andrer Stelle ausführlich berichtet (Martini, 1908b), es sei hier nur noch eingeschoben, daß dieselbe mero- und größtenteils platymyar ist. Die Zahl der einzelnen Muskelzellen ist eine sehr geringe, die die Oxyuren nicht beträchtlich übertrifft.

Es mag noch erwähnt werden, daß auch Nassonow das Mittelfeld der Seitenlinie gefunden hat und in einer entsprechenden Figur auch einen Kern in dasselbe einzeichnet.

Sclerostomum vulgare?

läßt völlig dieselben Verhältnisse erkennen, wie die vorige Species, es braucht dieselbe also hier nicht näher besprochen zu werden. Leider war mir die Arbeit von Loos 1901 in den Berichten der Egypt. Governm. School nicht zugänglich.

Über

Anchylostoma duodenale

schreibt Loos 1905 "The nuclei of the lateral bands lie at their (of the halves of the lateral band) bases close to the skin and are arranged in two rows corresponding the two halves of each band. They are comparatively scanty in the precerebral region of the body, but very numerous and follow in close succession behind the nerve ring .... Schulthess states that he several times found besides the nuclei arranged in rows, some cells 'nearer the partition wall' i. e. further within the lateral bands, but their occurrence was, on the whole, rare. I believe that what the author saw were ganglion cells of the lateral nerves."

Schulthess' Befund scheint jedoch nach unsern Kenntnissen nächstverwandter Formen vielleicht nicht auf einer falschen Deutung von Ganglienzellkernen zu beruhen, es erscheint uns vielmehr wahrscheinlicher, daß er die in der Tat seltenen großen Kerne eines Mittelstranges vor sich gehabt hat.

Über die Kerne der Ventrallinie äußert sich Loos: "It may be mentioned that the mass of the ventral band, like that of the dorsal band, contains only comparatively few large nuclei arranged in a row." Allerdings zeigen die Schnitte durch die Dorsallinie nur in der Gegend des Afters einen Kern und im Kopf solche. Es erscheint mir daher zum mindesten fraglich, ob nicht hier die Verhältnisse genau so liegen, wie bei *Sclerostomum*.

Material, diese Frage zu lösen, stand mir leider nicht zur Verfügung.

Bezüglich der Muskulatur, deren meromyaren, größtenteils auch platymyaren Bau beide Autoren übereinstimmend angeben, schließt sich diese Form ebenfalls eng an *Sclerostomum* an.

Auch die »abnorm verlaufenden Muskelgrenzen« trafen wir ja bei *Sclerostomum* wieder. So werden sich also auch bei *Anchylostoma* einige Muskelzellen mehr finden, als bei den Oxyuren; denn wir glaubten ja diese abnormen Grenzen als Zeichen sekundärer Vermehrung der Muskelzellen auffassen zu dürfen (vgl. Martini, 1908a).

Bei

V. *Rhabdonema nigrovenosum*

treffen wir nun auf einmal ganz andre Verhältnisse. Sehen wir uns den Schnitt Fig. 88 *a* etwas näher an, so finden wir zwar in der Mitte des

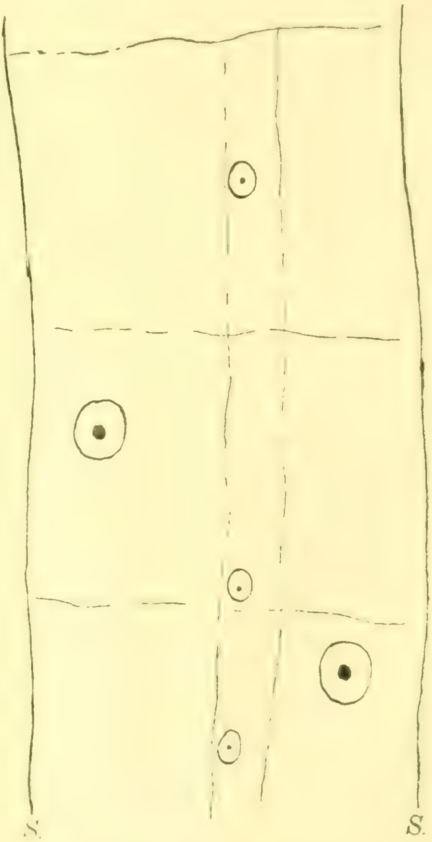
Seitenfeldes, der Cuticula eng angeschmiegt, einen kleinen Kern, der uns wohl den Nucleus der Lateralreihe vorstellen könnte. Die Kerne zu beiden Seiten könnten dann die des Dorsal- und Ventralfeldes sein. Aber leider sind beide, wenn auch fast von gleicher Größe, so doch im Aussehen recht verschieden. Der in der Fig. 88 *a* links gelegene ist ein wenig größer, rund und mit sehr großem Kernkörperchen versehen. Er färbt sich mit Hämalaun sehr dunkel. Der andre ist oval, in der Radialrichtung etwas abgeplattet, färbt sich weit weniger intensiv, worin er dem mittleren Nucleus gleicht, und besitzt einen großen Nucleolus, der jedoch relativ viel kleiner ist, als der seines dunklen Gegenüber. Nach einigen Schnitten würden wir dann rechts den großen dunklen, links den kleineren hellen Kern treffen usw.

Nun fällt noch auf, daß auch das Plasma, dem diese Kerne eingelagert sind, sehr verschieden ist. Das den hellen Kern umgebende ist blaß und zeigt bei unsrer Fixierung (Chrompikrinsäure) deutlich fädige Differenzierung. Dieses helle Plasma unmittelbar auf der Subcuticula wird auf der linken Seite fast völlig vermißt. Dafür ist hier der dunkle Kern von einem dichten Plasma umhüllt, das vollgepfropft ist von intensiv färbbaren groben Granula. Diese Gewebsmasse findet sich nun auch auf der andern Seite, wo sie innen das helle Plasma überlagert und eben um so viel weniger Tiefe zeigt, als sich dieses in der Kerngegend ausgedehnt hat. Dabei läßt sich zwischen den dunkelfärbbaren Massen beider Seiten eine deutliche Grenze erkennen, die aber nicht in der Medianebene des Seitenfeldes liegt, über dem kleinen Lateralkern, sondern weit nach rechts verschoben. Auch dies Verhalten würde bei Verfolgung der Serie sich mehr und mehr ausgleichen, bis einige Schnitte weiter wir mit dem der Kerne auch ein spiegelbildliches Verhalten der Plasmamassen fänden.

Sehr viel leichter wird diese Sache übersehen bei Betrachtung des Flächenbildes Fig. 88 *b* aus einem dicken tangentialen Sagittalschnitt. Er ist so gezeichnet, daß die Ebene der großen dunklen Kerne zugrunde gelegt ist und nur die tiefer an der Cuticula gelegenen hellen Kerne ebenfalls mit eingetragen sind. Wir sehen leicht, daß die kleine Kernart, die wir im Querschnitt in der Mitte des Seitenfeldes sahen, eine mittlere Reihe in demselben bildet, während dorsal und ventral sich große Kerne finden, von denen immer ein heller mit einem dunklen abwechselt, und zwar so, daß sich immer ein heller und ein dunkler gegenüberstehen, von denen der dunkle mehr innen, der helle außen an der Cuticula liegt. Somit interferieren also auch die dunklen Kerne der Dorsal- und Ventralreihe, und das findet deutlichen Ausdruck in den zugehörigen Plasmamassen.

Was bedeutet nun diese Differenz? In den außen gelegenen hellen Zellen werden wir leicht die zur Subcuticula gehörigen Elemente erkennen, aber was haben die andern Zellen für eine Bedeutung? Ihr ganzes Aussehen würde drängen, sie für Drüsenzellen zu taxieren, und ich würde dies ohne weiteres tun, wenn es mir gelungen wäre, Ausführungsgänge zu finden. Da ich damit jedoch leider kein Glück gehabt, muß ich die Frage offen lassen. Ich weise nur darauf hin, daß von Jägerskiöld bei freilebenden Nematoden: *Cylicolaimus*, *Thoracostoma* (vgl. Jägerskiöld, 1901) Drüsenzellen im Seitenfeld beobachtet sind, die in Bau und Anordnung wohl mit den hier vorkommenden Elementen übereinstimmen, nur daß sie viel spärlicher und relativ kleiner sind und daher sich nicht eng aneinander legen, ihre Berührungsflächen abplattend und mit stumpfen Winkeln zwischeneinander greifend, sondern isoliert stehen und daher rundliche Form bewahrt haben.

Die der Cuticula aufliegende Schicht läßt nur eine geringe Abgrenzung des ein wenig anders gebauten schmalen Lateralfeldes von den breiten paarigen erkennen, deren Zellen jederseits zu einem Syncytium verbunden sind. Textfig. *hh*.



Textfig. *hh*.

Rhabdonema nigrovenosum. Zeichnung der Cuticula unterm Seitenfeld mit den nicht Drüsenzellen angehörenden Epidermiskernen. Nach einem Sagittalschnitt. S. Schnittrand.

Es liegt nun wohl am nächsten, beide Zellarten als differenzierte Teile der ursprünglichen Dorsal- und Ventralzellreihe anzusprechen. Diese Differenzierung mag aber schon in recht früher Zeit erfolgt sein. Wenigstens sprechen Fälle, die nicht eben selten sind und von denen Fig. 88 *b* auch ein Beispiel enthält, in dem zwei etwas kleine Kerne der blassen Art an

Stelle eines größeren liegen, dafür, daß sie hier durch Teilung eines solchen entstanden sind. Und so wird es vielleicht schon lange vorher gegangen sein. Wie dann die typisch alternierende Ordnung anders als durch Teilung von Nachbarzellen hergestellt wird, ist schwer zu sagen. Tatsache ist, daß sie, solche kleine, vermutlich auf jüngster Kernteilung beruhende Abweichungen nicht gerechnet, durchaus herrscht. Dafür, daß eben dieses hellere Gewebe als das ursprüngliche, das drüsenartige dagegen als sekundär aufzufassen ist, spricht auch das Verhalten im Vorderende. Hier endet die innere dunkle Zellschicht dicht hinter dem Nervenring, so daß die Seitenlinien, hier übrigens auch die Medianlinien, nur aus dem helleren Gewebe und dessen charakteristischen Kernen bestehen.

Noch auf zwei Eigentümlichkeiten möchte ich hier hinweisen: Einmal konnte ich in der Cuticula bei unsrer Species besonders deutlich ein feines Liniensystem nachweisen, das ich in Textfig. *hh* abbilde, und das den Anschein erweckt, als ob hier cuticulare Halbringe, ventrale und dorsale, und jedesmal ein schmales laterales Zwischenstück zu Ringen zusammentreten. Es ist ja längst bekannt, daß bei vielen Nematoden die Cuticula dorsale und ventrale Halbringe erkennen läßt, die unter der Seitenlinie sich mehr oder weniger regelmäßig zusammenfügen. So regelmäßig, wie bei dieser Form, ist mir das sonst nicht begegnet. Auch sieht es manchmal so aus, als ob zu jedem Ringel eine Kerngruppe gehörte, doch ist das so wenig, wie die Kernverteilung selbst, besonders zwischen paarigen und unpaarer Reihe absolut gesetzmäßig.

Dann möchte ich noch darauf hinweisen, daß die Kerne der Lateralreihe hier eine sehr beträchtliche Vermehrung erfahren haben, entgegen den Verhältnissen, die wir bei *Oxyuris*, *Strongylus auricularis* und *Sclerostoma* fanden. Dementsprechend handelt es sich hier auch nicht mehr um außerordentlich große Kerne, sondern die Kerne der Lateralreihe sind kleiner, als die der umgebenden paarigen.

Wir sehen also bei dieser Form die Seitenfelder in einer ganz andern Richtung entwickelt, als bei allen vorherbesprochenen Nematoden. Ob aber mit dem hier Angegebenen die ganze Komplikation des Seitenfeldes erschöpft ist, bleibe dahingestellt. Ich habe noch Strukturen an den Rändern des Seitenfeldes zu bemerken geglaubt, über deren Bedeutung ich mir bisher keine Klarheit schaffen konnte, doch genügt für unsre Zwecke das Gesagte.

Außerhalb der Hauptlängslinien wurden auch bei dieser Form nie Kerne wahrgenommen. Auch bei ihr zeigt sich die Rückenlinie im

Rumpfe kernlos, die Bauchlinie enthält dagegen vereinzelte Kerne, vermutlich wieder Nervenzellen. Über das Verhalten der Medianlinien im Vorderende wurde oben bereits gesprochen.

Die Muskulatur unsres Parasiten ist deutlich meromyar und platymyar, die einzelnen Zellen sind sehr groß, und es dürfte sich daher ebenfalls um nicht viel mehr Elemente handeln, als bei der Gattung *Sclerostoma* und *Oxyuris*.

Der Darm zeigt sich im Querschnitt aus einer großen Zahl Zellen aufgebaut.

VI. *Nematoxys ornatus*

möge hier den Reigen der Meromyarier beschließen, da er ja von SCHNEIDER auch zu dieser Gruppe gestellt wird, wenn auch der rein meromyare Typus hier nicht deutlich mehr ausgesprochen ist, vgl. SCHNEIDER, Monographie S. 263. Dennoch schließt sich die Form in mehr als einer Hinsicht an die vorher besprochenen an.

Was die allgemeinen Verhältnisse von Subcuticula und Längslinien betrifft, so ist erstere hier ebenfalls kernlos, das gleiche gilt von dem Rumpfteil der Rückenlinie; die Bauchlinie besitzt wieder ihre Kerne, das Gros derselben aber entfällt auch in diesem Fall auf die Seitenlinie.

Wenn man den Querschnitt Fig. 89 *a* betrachtet, so glaubt man, alles ist in Ordnung, man kann die Form zu den übrigen legen. Ein schöner großer Kern, der größte, im kleinen Mittelteil, in jedem der paarigen Teile ein wenig kleinerer, was will man mehr. Aber ich habe den Schnitt nur so nett ausgesucht. Ein oder zwei Schnitte weiter, und uns überraschen ein paar kleine Kerne. Der Schnitt 89 *b*, der zwei derselben zeigt, liegt allerdings wesentlich weiter hinten. Und nun fällt uns auch auf, daß in diesem Fall der größere innere Teil des Seitenfeldes nicht ganz symmetrisch geteilt ist. Also auch hier eine Differenzierung im Ventral- und Dorsalfeld? Ich vermute dies. Dabei zeigt allerdings Fig. 89 *c* in der Flächenansicht aus einem Sagittalschnitt, daß eine regelmäßige Verteilung der Kernarten nicht statthat. Die großen Kerne liegen in einem Streifen dichteren Gewebes jederseits genau zu einer Reihe geordnet, wenn auch in recht wechselnden Abständen, die kleinen Kerne meist paarweise medial von diesem Gewebsstreifen, bezüglich der Dicke der Seitenfelder aber in derselben Ebene wie die größeren Kerne. Doch kommen sie auch einzeln und an andern Orten vor. Dies spricht dafür, daß es doch nicht einfach jugendliche, frisch aus Teilung hervorgegangene Kerne sind, deren Jugend dann vielleicht auch geeignet wäre, ihr andersartiges Aussehen und das Fehlen eines deutlichen Nucleolus zu entschuldigen. Übrigens wäre auch nicht einzusehen, warum wir gerade bei dieser kleinen Form so regelmäßig Zeichen einer überstandenen Kernteilung antreffen sollten, während sie uns bei den großen Arten fast nie begegnen.

Bezüglich der Betrachtung, ob ein Teil der Seitenfeldzellen eventuell als Drüsenzellen sich auffassen läßt (vgl. unter *Dorylaimus* und *Rhabdonema*), möchte ich noch darauf hinweisen, daß Bastian schreibt (1866a): »In one only of the parasitic Nematoids have I seen a very close approximation to this arrangement of the integumental channals (Drüsenausführgänge? vgl. l. c.) and that was in *Heterakis acuminata* from the frog. In this animal similar integumental pores may be seen apparently in single file along the lateral aspects of the body, about $^1/_{285}{}'$ apart.«

Der Kern der Mittelreihe dagegen zeigt in unsern Bildern wieder sein primitives Verhalten, er ist der Cuticula eng angeschmiegt und zeichnet sich durch seine Größe deutlicher vor der Umgebung aus, siehe Fig. 89 *a*, *c*. (In Fig. 89 *c* ist die Ebene dieses großen Kernes zugrunde gelegt, in die sich ja, wie der Querschnitt lehrt, die dichteren Streifen der paarigen Felder noch fortsetzen. Die Kerne sind dann aus ihrer optischen Ebene eingetragen.) Die Zahl der großen Kerne der Mittelreihe, die sich meist durch den Besitz zweier großer Nucleoli auszeichnen, von welchen in unserm Flächenbild der eine (dunklere) den andern fast verdeckt, sind in geringer Zahl, ungefähr zwölf, vorhanden. Darin gibt sich eine Übereinstimmung mit den primitiven Arten kund.

Der Darm auch dieser Form zeigt im Querschnitt mehrere Zellen nebeneinander.

B. Polymyarier.

Wenn wir jetzt zu den Polymyariern übergehen, so sei einiges über die freilebenden Formen unter denselben vorausgeschickt.

Zunächst finden wir bei Jägerskiöld über

VII. *Cylicolaimus*

die bestimmte Angabe: »Nach hinten vom Nervenring zeigen die Seitenfelder an Querschnitten beinahe immer drei aneinander gereihte Epithelzellen.« Das veranschaulicht auch die Fig. 1, Taf. IV, und aus dem Schema der Textfig. 3 tritt die Dreiteiligkeit des Seitenfeldes deutlich hervor.

Für

Thoracostoma

gibt derselbe Autor nur an, daß die Seitenfelder in dieser Gattung denen der vorigen sehr ähnlich seien.

Wenn wir bei MARION (1870) lesen: »Si l'on examine un individu adulte de notre espèce, en plaçant l'animal sur la face ventrale, on aperçoit des deux côtés du corps, au-dessous des muscles tégumentaires deux séries de cellules placées sur plusieurs rangs et apparaissant irrégulièrement rectangulaires. . . .« (Diese Zellen sind dunkelgelb und haben deutliche Kerne.)

»Au milieu de ces cellules se trouvent de distance en distance d'autres vésicules assez espacées et separées les unes des autres par les cellules nucleolées jaunâtres. Ces vésicules ont une forme toute particulière: elles se composent d'un corps irrégulièrement ovoïde et d'un canal très court, engagé dans les téguments et venant s'ouvrir à l'extérieur au milieu de la cuticule: cette disposition produit assez bien l'aspect d'une bouteille à court goulot«, und wenn wir damit die Fig. 2*a*, Taf. XXIV vergleichen, so kann wohl kein Zweifel bleiben, daß die dunkelgelben Zellen die Seitenfelder und die flaschenförmigen, die von JÄGERSKIÖLD als Drüsen gedeuteten Elemente sind, obwohl MARION erstere für das Excretionsorgan hält. Letztere deutet auch er eher als Schleimdrüsen.

Bei beiden Formen kommt allerdings durch die Reihe der Drüsenzellen, die die Seitenlinien die größte Strecke jederseits begleiten, und die JÄGERSKIÖLD als modifizierte Seitenfeldzellen auffaßt, eine Komplikation zustande. Da diese Drüsen bei freilebenden Nematoden nicht selten zu sein scheinen, vgl. auch ZUR STRASSEN *Anthraconema* (1904), wo sich leider sonst über den Ausbau der Seitenlinien nichts Näheres findet, so ist auch bei der Berücksichtigung weiterer Literatur auf diesen Punkt zu achten.

Wenn z. B. BÜTSCHLI (1874) für *Dorylaimus* angibt, daß er bei dieser Gattung deutlich eine Zusammensetzung der Seitenlinien aus je zwei Zellreihen wahrgenommen, und man damit BASTIANS »pores« bei diesem Tier und die Angabe DE MANS (1884): »Bei vielen, wo nicht allen Arten, durchsetzen die Cuticula eigentümliche Papillen, die BÜTSCHLI beim im süßen Wasser lebenden *stagnalis*, ich selbst bei mehreren andern Arten (*regius*, *robustus*, *longicaudatus* u. a.) beobachtete«, zusammenstellt, so wird man wohl auf ein Vorhandensein ebenfalls jener Elemente schließen, die JÄGERSKIÖLD als Drüsen, ZUR STRASSEN als Sinneszellen deutet. Auch verdient schon der Ausdruck »deutliche Zellen«

Beachtung, da solche in den syncytialen Seitenlinien sonst kaum zur Beobachtung kommen (vgl. jedoch Marions Fig. 2*a*, Taf. XXIV). Man wird daher auch möglicherweise die großen körnigen Zellen, die de Man (l. c.) in den Seitenlinien von *Cyatholaimus intermedius* fand, in Verdacht der Drüsennatur haben. Jedenfalls geht der Aufbau des Grundgewebes der Seitenfelder aus Zellreihen daraus nicht hervor, wenn diese Befunde auch natürlich einer derartigen Annahme nicht widersprechen. Aber in dem Fall von *Cylicolaimus* ist dieser Aufbau aus drei Zellreihen von Jägerskiöld extra angegeben. In der Subcuticula zeigen dagegen die Abbildungen dieses Autors keine Kerne.

Von

Oncholaimus vulgaris,

der nach F. H. Stewart im Seitenfeld dieselben Drüsenzellen wie *Thoracostoma* usw. enthält, gibt dieser Autor folgende Beschreibung der Epidermis. It "consists of four lines of cells — the longitudinal lines, which run from one end of the body to the other, and which project into and divide the muscular layer of the body wall, and of a thin layer of protoplasma the subcuticula or hypodermis which connects these four lines .... This consists merely of an outgrowth of protoplasm from the cells of the longitudinal lines and contains no nuclei. The longitudinal lines are, in fact, situations where the epidermal nuclei are aggregated and where the nutrition and general government of the entire epidermis is carried on." Dies können wir nicht übereinstimmender mit unsern Resultaten wünschen. Wenn es aber, von der Beschreibung des Vorderendes ganz abgesehen, heißt, daß auch im Rumpf jede Medianlinie ein bis zwei Kerne auf dem Querschnitt zeigt, so widerspricht das unsern Beobachtungen an andern Nematoden. Über die Zellenzahl im Querschnitt des Seitenfeldes erfahren wir nichts betreffend den Rumpf, doch scheint aus einigen Figuren eine Teilung desselben in Stränge hervorzugehen. Wenn der Autor dem erwachsenen Tier ansehen kann, daß "The submedian lines are not epidermal, but are merely mesodermal partitions between groups of muscle cells," so fragt man unwillkürlich: »Womit beweisest du das?«

Plectus.

In der Gattung *Plectus* nun findet Bütschli im Seitenfeld die Kerne zu zwei Reihen geordnet, welche der Muskulatur dicht anliegen. Auch de Man fand hier eine doppelte Reihe kernartiger Gebilde von ansehnlicher Größe bei *Plectus granulosus* und *parietinus*. Hier handelt es sich also um Kerne im Seitenliniengewebe und nicht um Zellen, und man wird dieselben um so weniger als Drüsen ansehen, als Bastian (1866a) von dieser Gattung schreibt: "There seems to be however, evidence to show that none such (pores and channals) are present in the four genera *Tylenchus*, *Cephalobus*, *Aphelenchus* and *Plectus*."

Daß nur zwei Reihen angegeben werden, darf uns nicht wundernehmen, wir werden noch öfter finden, daß die mittlere Reihe übersehen ist von früheren Autoren.

Von einer Reihe von Querschnitten, die ich durch einen *Plectus parietinus* angefertigt, bilde ich hier einen ab, Fig. 90. Er zeigt deutlich die Dreiteilung des Seitenfeldes und in jeder der Abteilungen einen Kern. Die Dreiteilung tritt nicht auf allen Schnitten so deutlich hervor, und die Kerne der Mittelreihe sind sehr selten. Da der Schnittreihe gerade das Vorderende fehlt, kann ich ihre ungefähre Zahl nicht angeben. Sehr häufig aber trifft man die Kerne der dorsalen und ventralen Reihe, die stets das durch die beiden zarten cuticularen Leisten markierte Feld in der Mitte freilassen. Übrigens beobachtet man auch hier, daß in jedem Fall, wo man einen Nucleus des Mittelfeldes trifft, sich zwei derselben symmetrisch rechts und links gegenüberliegen. Drüsenartige Strukturen konnte ich nicht erkennen, dagegen kann ich mit Bestimmtheit behaupten, daß auch hier die Subcuticula der Kerne völlig entbehrt.

Wenn also auch bei freilebenden Formen reichlich Komplikationen durch Drüsen?-Zellen vorkommen, so fehlen doch auch Formen mit dem typischen einfachen dreiteiligen Bau der Seitenfelder nicht.

VIII. *Cucullanus elegans.*

Unter den parasitischen Polymyariern stelle ich diese Form voran. Sie läßt getreu in den Seitenfeldern des langen Rumpfes die Verhältnisse wiedererkennen, die wir bei der jungen Larve verließen. Die Seitenlinien sind hier von nicht unbeträchtlicher Breite. Jede besteht aus drei Längswülsten, einem schmalen mittleren unpaaren und zwei breiteren ventralen bzw. dorsalen paarigen, vgl. Fig. 91. Jeder Strang enthält seine Reihe Kerne, schöne große, runde, bläschenförmige Nuclei mit wenig Chromatin und mächtigen Kernkörperchen, das ja diese Zellen schon auf der Rückseite der zweischichtigen Zellplatte auszeichnete. Die Kerne der paarigen Reihen zeigen eine gewisse Willkür der Stellung, indem sie bald mehr einwärts, bald mehr zur Mittelreihe hin verschoben sind, als in unsrer Fig. 91. Im allgemeinen gibt aber diese Figur durchaus ihre normale Lage wieder. Dabei fällt bereits auf, daß sie ein wenig weiter nach innen liegen, als der mediale Kern, ein Unterschied, der sich, wie gesagt, manchmal noch schärfer markiert, übrigens auch ein Zug, den ich bereits 1906 anläßlich der Fig. 26 beim Embryo erwähnt habe.

Was die Zahl der Kerne betrifft, so ist die der Dorsal- und Ventralreihe eine sehr beträchtliche. Man begegnet ihnen alle paar Schnitte (5 μ); die der Lateralreihe sind demgegenüber wesentlich seltener und finden sich dann stets paarig rechts und links symmetrisch, während von den andern nur innerhalb des Seitenfeldes eine leidliche Symmetrie innegehalten zu werden scheint. Immerhin sind die Kerne der Lateralreihe gegenüber etwa *Sclerostomum* und *Oxyuris* viel häufiger, so daß man hier also auch sicher bei ihnen eine postembryonale Vermehrung voraussetzen darf.

Immer ist der Kern des Mittelteiles kleiner als die der paarigen Stränge. Andre Kernelemente enthält das Seitenfeld des Rumpfes nicht. Die Excretionsdrüse ist ihm eingebettet, von ihr zeigt unsre Figur noch ein Stückchen.

In der Subcuticula finden sich Kerne außerhalb der Längslinie und des Schwanzes, dessen Subcuticula ja gewissermaßen nur durch ein Zusammenfließen der letzteren entsteht, nirgends.

Die Rückenlinie ist im Rumpfe kernlos.

Die Bauchlinie enthält auch im Rumpfe Kerne.

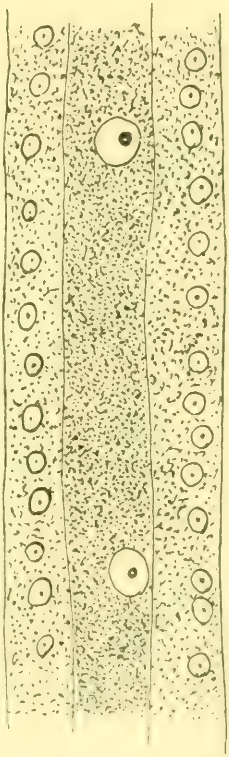
Im Vorderende verändern sich die Verhältnisse insofern, als hier die Medianlinien, die im Rumpfe sehr schmächtig sind, mächtig zunehmen, besonders einwärts. Sie werden im Querschnitt kolbenförmig und fließen schließlich mit den ebenfalls einwärts vorgedrungenen Seitenfeldern zu einer den Oesophagus umringenden Gewebsmasse zusammen, wie das schon von vielen Autoren geschildert ist. Auch hier bleibt die Subcuticula unter der Muskulatur kernlos. Dagegen treten sowohl in den inneren Gewebsmassen, als in den Medianlinien Kerne auf. Hier heißt es natürlich, Ganglienzellkerne und Kerne des subcuticularen, oder, besser gesagt, des Längsliniengewebes auseinander halten. Immerhin glaube ich, von manchen dieser Elemente bestimmt sagen zu können, daß sie dem ectodermalen Stützgewebe angehören. Auch gehören einige Kerne sicher den Medianlinien an, in denen sich solche noch finden, wo hinten der Zusammenhang mit den Seitenfeldern aufgehört hat. Aber diese typisch in den Medianfeldern gelegenen Kerne sind nur gering an Zahl. Immerhin kann man das Resultat zusammenfassen: *Cucullanus* enthält Epidermiskerne nur in den

Längslinien, und zwar im Rumpf nur in denen der Seite, vielleicht auch der ventromedianen, am Kopf jedoch in allen vieren.

Cucullanus elegans zeigt den polymyaren Bau nicht so hochgradig ausgeprägt. Die einzelnen Muskelzellen sind breit, und ihre Zahl in einem Muskelfeld ist keine sehr große. Der Darm dieser Species, wie aller von mir untersuchten Polymyarier zeigt auf dem Querschnitt stets eine größere Anzahl Epithelzellen. Sie sind bei *Cucullanus* von ziemlicher Höhe.

IX. *Heterakis vesicularis* (Fig. 92)

zeigt uns den Grundtypus wieder sehr deutlich. Das relativ schmale und hohe Seitenfeld dieser hochgradig polymyaren Form zerfällt deutlich in drei Teile, deren mittlerer anders gebaut ist, als die paarigen. In jedem dieser Teile finden wir eine Kernreihe, die bekannte Dorsal-, Lateral- und Ventralreihe. In unserm Schnitt zeigt gerade jede Reihe ihren Kern. Die paarigen sehen kleiner, dunkler und wie zusammengedrückt aus. Der Lateralkern übertrifft sie beträchtlich an Größe, was bei den Polymyariern nicht eben häufig vorzukommen scheint. Natürlich tritt, entsprechend der Form und Stellung der Kerne, ihre Größendifferenz im Flächenpräparat noch mehr hervor als im Querschnitt. Zugleich macht unsre Textfigur deutlich, wieviel seltener die Kerne im Lateralstrang als in den paarigen Feldern sind. Zugleich tritt bei dieser Betrachtung mit Hämalaun gefärbter Präparate mit aller wünschenswerten Deutlichkeit die Dreiteiligkeit der Seitenlinie hervor, deren mittlerer Teil einen beträchtlich dunkleren Gesamteindruck macht, als der dorsale und ventrale Teil.



Textfig. *ii*.
Heterakis vesicularis. Stück des Seitenfeldes. Flächenansicht.

Die Kerne der Seitenfelder lassen alle einen deutlichen Nucleolus erkennen, enthalten sonst aber, besonders die der Lateralreihe, wenig Chromatin.

In der Subcuticula finden sich auch bei dieser Form keine Kerne, ebensowenig in den Submedianlinien und dem Rumpfteil der Rückenlinie.

Die Muskulatur unsrer im äußeren Habitus sehr an die Oxyuren gemahnenden Art ist hochgradig polymyar, mit schmalen hohen Muskelzellen.

X.

Die Gattung *Ascaris* schließe ich hier an, die für uns ein besonderes Interesse bietet, weil zu ihr die meist und best untersuchten Rundwürmer zählen. Infolgedessen wird auch in der Darstellung ihrer Verhältnisse der Schwerpunkt der ganzen Untersuchung sein. Sie ist gewissermaßen das Schlachtfeld, wo die Entscheidung fallen muß.

Es scheint nun, daß die Gattung in natürliche Gruppen zerfällt, die sich zum Teil wohl mit den SCHNEIDERschen decken.

Beginnen wir mit dessen letzter Gruppe. Es sind das hauptsächlich Fischschmarotzer, Formen, die durch die schönen Untersuchungen von JÄGERSKIÖLD in mancher Hinsicht gut bekannt sind.

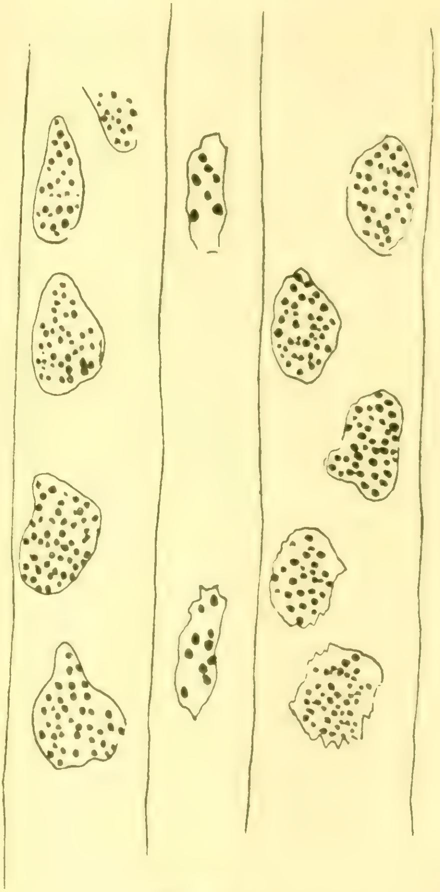
Ascaris mucronata

aus *Lota vulgaris* diene als Beispiel. Ein Blick auf die Fig. 93 *a* ruft die Abbildungen JÄGERSKIÖLDS in seinen Arbeiten »Beiträge zur Kenntnis der Nematoden, 1894« und »Über die büschelförmigen Organe des Ascariden (1898)« ins Gedächtnis zurück. Man sieht das Seitenfeld deutlich dreiteilig, und jeder Teil enthält seinen großen tiefgefärbten Kern. Dabei ist der mittlere Teil, das Lateralfeld, viel schmäler, als der dorsale und ventrale, und läßt auch einen deutlich abweichenden Bau erkennen, es ist durch die ganze Höhe mehr faserig strukturiert und im ganzen von Hämalaun weniger lebhaft tingiert, als die paarigen Teile. Letztere zeigen, besonders nach der Innenseite hin, ein schönes großmaschiges Wabenwerk, dagegen an der Basis, der Subcuticula dicht aufgelagert, eine dünne Schicht dichteren, stärker färbbaren Plasmas, auf der der Kern ruht, gewissermaßen in einer Vorwölbung desselben nach innen gelegen, und das ohne Grenze in die Subcuticula übergeht.

Aber anders, als bei allen bisher besprochenen Arten, muß man nicht mühsam auswählen, um einen solchen Schnitt zu finden, der in jedem Felde seinen Kern demonstriert, sondern auf vielen Schnitten treffen wir alle drei Kerne, und die kernlosen Strecken des Mittelfeldes sind nicht sehr bedeutend, das zeigt ein Blick auf die Textfig. *kk*. Immerhin sehen wir aus ihr, daß auch in diesem Falle die Zahl der Lateralkerne hinter der der dorsalen und ventralen, die sich dicht aneinander reihen, nicht unbeträchtlich zurückbleibt.

Beide Figuren zusammen ergeben auch ein gutes Bild der Kernformen. Die der Mittelreihe sind beträchtlich kleiner als die andern. Ihre Gestalt ist langgestreckt, parallel der Längsachse des Tieres, auch gestreckt in der radialen Höhe des Seitenfeldes, dagegen quer zum Seitenfelde sehr schmal. Umgekehrt liegen in dem flachen Dorsal- und Ventralteil auch flache Kerne, die in der Längsrichtung der Seitenfelder nicht oder nur wenig mehr ausgedehnt sind, als in die Breite.

Diese Kerne zeigen ferner einen eigentümlichen Bau, auf den Jägerskiöld schon aufmerksam machte und den ich sonst bei den Nematoden nirgends wiedergesehen habe, als bei dieser Gruppe der Fischascariden. Sie scheinen aus einer mehr oder weniger kompakten chromatinhaltigen Masse zu bestehen, in der einzelne oder zahlreiche (nucleolenähnliche), doch oft unregelmäßig geformte Flecke und Körner auftreten. Eine Membran, überhaupt eine scharfe Grenze fehlt dieser Masse. Sie liegt in dem dichter färbbaren Protoplasma als ein einfach gestalteter (Kerne der Lateralreihe) oder unregelmäßig in stumpfe Fortsätze ausgezogener Körper.



Textfig. *kk*.

Ascaris mucronata. Stück des Seitenfeldes. Flächenansicht.

Nach dem Kopfe hin nehmen die Seitenlinien an Höhe beträchtlich zu, und während sie unmittelbar über der Basis einen verengten Hals zeigen, quillt ihr Gewebe breit nach innen vor und vereinigt sich endlich mit dem der Medianlinien um den Oesophagus.

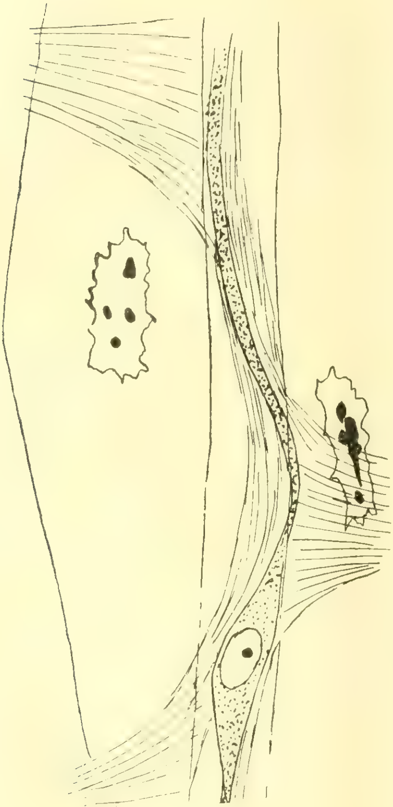
Diese Medianlinien sind im Rumpf unbedeutend entwickelt und zeigen, die dorsale überhaupt keine, die ventrale einige wenige Kerne

(Textfig. *ll*), die in ihrem Aussehen völlig von denen der Seitenfelder und der Muskulatur verschieden sind. Sie sind oval, erreichen lange nicht die Größe jener und besitzen einen einzigen runden Nucleolus. Von Chromatin bemerkt man fast nichts.

Nach vorn dagegen quellen auch diese Linien, wie gesagt, breit ins Innere des Tieres vor, bis sie schließlich, wie bereits oben bemerkt, mit dem Gewebe der Seitenfelder zusammenschließen und so den schon oft beschriebenen Mantel von Stützsubstanz um den Oesophagus bilden (Fig. 93 *b*).

Von dieser Gewebsart gilt nun wohl nach den Aussagen aller Autoren, daß sie durchaus mit dem Grundgewebe der Seitenlinien gleichartig ist. Nur wie über letzteres, sind auch über jenes die Meinungen verschieden: »hie Ectoderm, hie Mesoderm«!

Man sieht nun bei unsrer Form aufs schönste, wie die Kerne der dorsalen und ventralen Reihe, die nach und nach sich mehr in die Höhe gerichtet haben und schmäler und schmäler geworden sind, schließlich in die innere Gewebsmasse hineinstreben. Dann finden wir auch in letzterer ebenso gebaute Kerne, wie sie vorher nur dem Seitenfeld eigen waren, während in diesem die Reste des Dorsal- und Ventralstranges kernlos bis zum Vorderende des Körpers verlaufen.



Textfig. *ll*.

Ascaris mucronata. Stück der Bauchlinie mit Kern und Muskelzellen und -Kerne. (2/3 verkleinert!)

Schöner, glaube ich, läßt sich kaum erkennen, daß dies Füllgewebe tatsächlich der Grundsubstanz der Körperlinien gleich ist. Aber zugleich ergibt sich daraus, daß es ectodermaler Natur ist.

Übrigens sind in Bauch- und Rückenlinie in dieser Gegend ebenfalls Kerne vom Seitenfeldtypus zu finden, wie unsre Fig. 93 *b* deutlich erkennen läßt. Immerhin ist ihre Zahl keine große.

Im Schwanzende finden wir ebenfalls Kerne in der Bauchlinie, die genau den Typus der bisher beschriebenen haben. Da die Muskulatur sehr weit nach hinten reicht, findet ein Zusammenfließen der Längslinien zu einer einheitlichen dicken Schwanzsubcuticula nur auf einer sehr kurzen Strecke statt. So kommt es, daß Kerne auch in der Subcuticula des Schwanzes fehlen.

Die Subcuticula ist also im ganzen Körper völlig kernfrei.

Es ergibt sich völlig der schon oft erhobene eindeutige Befund.

Die Muskulatur zeigt den polymyaren Typus schön ausgeprägt, aber nicht schärfer, als etwa *Cucullanus*. Die Zahl der Muskelzellen im Querschnitt des Feldes ist keine allzu hohe. Die einzelnen Fasern sind relativ breit rautenförmig in der Flächenansicht, und der cölomyare Typus zeigt sich auch hier nur in mittlerer Ausbildung (vgl. Textfig. *ll*).

Der Darm besteht im Querschnitt aus sehr vielen und hohen, scharf gegeneinander abgegrenzten Epithelzellen.

Die Kerne der Muskelzellen zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der Seitenfelder, im Besitz mehrerer Nucleoli und unscharfer, unregelmäßiger Grenzen.

Ascaris acus und *Ascaris cristata*,

die dieser Form sehr nahe verwandt zu sein scheinen, gleichen ihr in auffallender Weise, daß ich auf eine Darstellung derselben verzichte.

Ascaris clavata

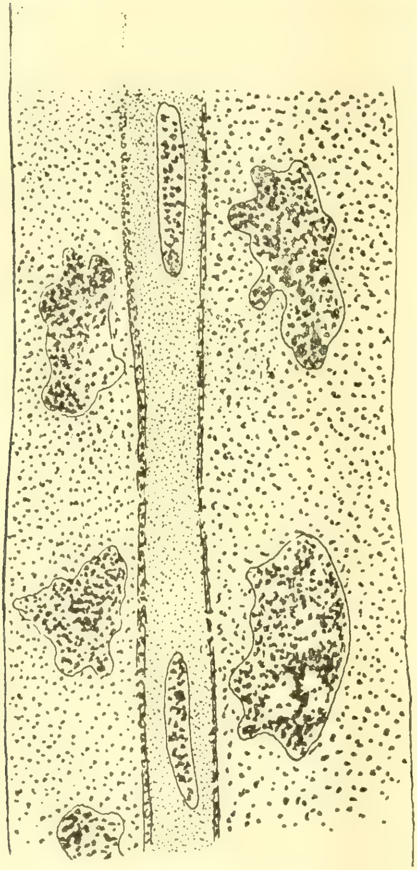
dagegen möchte ich mit einigen Worten berühren, obwohl sich auch diese Form von den übrigen nicht wesentlich unterscheidet. Es war die erste, die mir nach den Darstellungen bei Jägerskiöld und nach eigner Untersuchung bereits 1904 im Sommer die Vermutungen bestätigte, die sich mir aus dem Vergleich der Entwicklungsstadien bei *Cucullanus* mit dem Bau des erwachsenen Tieres ergeben hatten.

Fig. 94 zeigt wieder deutlich die Dreiteiligkeit des Seitenfeldes und den verschiedenen Bau des breiten paarigen und des schmäleren Mittelfeldes. Nur der Kern des letzteren ist nicht so zusammengepreßt wie bei der vorigen Form, sonst ist ein Unterschied kaum aufzufinden.

Gegenüber den noch in sich geschlossenen Kernen dieser Figur zeigen sich die des älteren Exemplares, das der Textfigur zugrunde lag, viel unregelmäßiger geformt und zeigen weniger scharfe Grenzen, als auf der Schnittserie sich finden.

Die kleinen gestreckten und selteneren Kerne der Lateralreihe treten auch hier deutlich hervor, ebenso auch die verschiedene Struktur der drei Stränge.

Über die Medianlinien und die Subcuticula ließe sich nur dasselbe wiederholen, was über diese bei der vorigen Form gesagt wurde.



Textfig. *mm*.

Ascaris clavata. Stück eines Seitenfeldes. Flächenansicht.

Auch in diesem Falle sind die Muskelzellen breit rhombisch und zeigen dieselbe eigenartige Kerndifferenzierung wie die Zellen der Seitenfelder. Der Darm zeigt ebenfalls annähernd die gleiche Beschaffenheit wie bei der vorigen Art.

Wenn Jägerskiöld über *Ascaris clavata* schreibt: »Die mehrschichtige Cuticula bietet ebensowenig wie die Subcuticula und die Längslinien irgend etwas Neues von Interesse dar; nur von den Seitenfeldern ist zu bemerken, daß sie, ähnlich wie bei *Ascaris rotundata*, der Länge nach in drei Stränge geteilt sind — einen in der Mitte, der die beiden andern trennt —, und daß sie zahlreiche Kerne enthalten«, so stimmt das gut mit obiger Beschreibung von uns. Auf den Figuren Jägerskiölds zeigt jeder Strang im Querschnitt mehrere Kerne. Über den Grund dieser Verhältnisse folgen unten bei *Ascaris collaris* ein paar Worte. Auch bei dieser Form tritt in der Jugend eine mehr einreihige Anordnung der Kerne hervor.

Bei

Ascaris rotundata

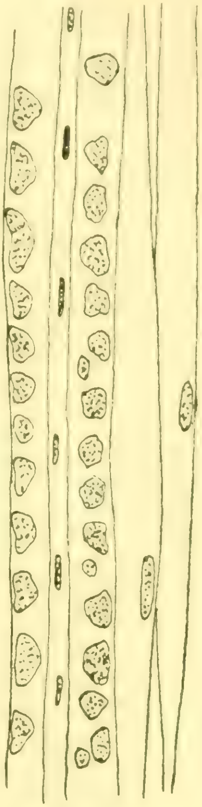
dagegen fand Jägerskiöld in der Subcuticula, die in die Längslinien übergeht, nirgends Kerne. Dagegen fand er Kerne in den Medianlinien, wo sie in Aussackungen liegen, die nach hinten seltener werden. Die Abbildung, auf die sich der Autor dabei stützt, zeigt einen Kern im Durchschnitt der Ventrallinie im Bereiche des Kopfes. Ob durch diese Bemerkung das Verhalten der Dorsallinie im Rumpfe als genügend geklärt anzusehen ist, lasse ich dahingestellt.

In den Seitenfeldern findet der Autor ganz vorn nur eine Zellreihe, hinten dagegen sieht er eine deutliche Zweiteilung des Seitenfeldes mit einer Kernreihe in jeder Hälfte. Später, 1898, bildet er im Schnitt jedoch auch sehr deutlich das Lateralfeld mit seiner Kernreihe ab. Dieselbe gleicht dort durchweg den Durchschnitten, die wir bei andern Fischascariden fanden.

Ascaris collaris

stelle ich nur zur Vervollständigung der Reihe dieser interssanten Tiere mit einer Textfig. *nn* und Querschnitt Fig. 95 hierher. Das Verhalten ist den übrigen Formen sehr ähnlich, doch sind die sehr gelappten Kerne relativ gut begrenzt und dicht gebaut. Die Textfigur gibt zugleich eine Vorstellung davon, daß in manchen Fällen in den paarigen Feldern zwei Kerne nebeneinander stehen und man so, wie Jägerskiöld bei *clavata*, mehrere Kerne im Querschnitt des Dorsal- und Ventralfeldes nebeneinander finden kann. Die Muskelzellen sind im Bau relativ lang für eine Fisch-*Ascaris*. Das schematische Flächenbild der Textfigur und der Querschnitt Fig. 95 geben eine gute Vorstellung von dem Bau derselben.

In der Subcuticula fand ich auch bei dieser Form nie Kerne.



Textfig. *nn*.
Ascaris collaris. Stück des Seitenfeldes mit Muskelzellen. Flächenansicht.

Über die Medianlinien gilt dasselbe, was oben von *Ascaris mucronata* gesagt wurde.

Ascaris uranoscopi

aus *Uranoscopus scaber*, die ich der Gefälligkeit der Neapler Station verdanke, und

Ascaris labiata

zeigen ganz denselben Bau.

In bezug auf alle diese Ascariden ist nun zu bemerken, daß die Kerne der Seitenfelder nur bei jüngeren Exemplaren schön geschlossene dunkle Felder sind, wie sie Jägerskiölds und meine Figuren darstellen. Später werden ihre Umgrenzungen immer undeutlicher. Endlich bei ganz alten Tieren findet man die ursprünglich im Kern gelegenen nucleolenartigen chromatischen Körper auch außerhalb der Kerne in den Seitenfeldern und selbst in deren nächster Nähe in der Subcuticula. Die Auflösung des Kernes geht dann so weit, daß man mit starken Vergrößerungen seine Grenze nicht mehr finden kann, nur bei schwacher Vergrößerung sieht man noch deutlich in den Dorsal- und Ventralfeldern dunkle Flecken im Gewebe, die ohne scharfen Umriß in das hellere Gewebe übergehen und sich oft untereinander auch nicht abgrenzen lassen. In dem kernärmeren Mittelstrang treten aber auch dann die einzelnen Kernbezirke deutlich hervor, und ich habe Nucleolen außerhalb derselben nicht wahrgenommen.

Wenn wir sahen, daß sich manchmal zwei Kerne in der Breite ihres Feldes nebeneinander finden, so ist auch das eine Erscheinung, die ich bei älteren Tieren häufiger als bei jungen auftreten sah. Vielfach zeigen zwei solche Kerne, besonders wenn sie genau nebeneinander stehen, geringe Größe, vielleicht sind also auch Teilungsvorgänge mit im Spiele, die hier vermutlich sehr einfach ablaufen.

Merkwürdig ist nun, daß dieselbe eigentümliche Kerngestaltung sich nicht nur in den Epidermiszellen, sondern auch an den Nuclei der Körpermuskulatur und, wie Jägerskiöld gezeigt hat, an der großen Excretionszelle findet. Hier haben wir also einmal wieder einen typischen Fall von gemeinsamem histologischen Charakter einer Anzahl nahe verwandter Formen.

Gehen wir nun zu einer andern *Ascaris*-Gruppe über.

Ascaris megalocephala

zeigt tatsächlich ein weit komplizierteres Bild, als die Fischascariden. Die Darstellung von Goldschmidt und C. K. Schneider ist in der Einleitung vorgebracht, braucht also nicht wiederholt zu werden.

Auch ich fand bei *Ascaris megalocephala* leicht im Seitenfeld die drei Teile wie bei den meisten Nematoden, und stimme über den Bau der mittleren Kernreihe, die wir hier also als Lateralreihe bezeichnen würden, durchaus mit Schneiders oder Goldschmidts Angaben überein. Die Kerne sind nicht zahlreich, wenn auch weit mehr, als etwa bei Oxyuren, und übertreffen die Kerne der paarigen Felder sehr beträchtlich an Größe. Die letzteren, die in jedem Schnitt in größerer

Zahl vorkommen, zeigen ein von unserm bisherigen Befund insofern abweichendes Verhalten, als sie durch die ganze Dicke ihrer Stränge zerstreut sind, nur eine Randzone freilassend. Leicht erkennt man, daß sie durchaus nicht alle gleichmäßig gebaut sind, sondern daß größere mit schön deutlichem Nucleolus die inneren Teile bevölkern, während sich im Basalteil kleinere und ganz kleine Kerne finden, die sich von hier aus auch durch die ganze Subcuticula verbreiten. Etwas einwärts von ihnen, beiderseits neben dem Mittelfeld, findet man dann in geringen Abständen Häufchen ganz kleiner Kerne, ähnlich wie wir solche Haufen bei *Oxyuris curvula* kennen lernten, nur sind sie hier viel zahlreicher, dafür aber kleiner und enthalten nur einen geringen Bruchteil der Kernzahl jener. Diese Verteilung der Kernarten wird aber keineswegs streng innegehalten, nur die Kernhaufen haben ihre bestimmte Gegend. Wenn wir sonst verschiedene Kerne unterscheiden, ganz kleine dunkle, mit kleinem Nucleolus, wie sie besonders den Kernhaufen angehören, große dunkle, mit großem Nucleolus, und helle Kerne, mit wenigen dunklen Brocken ohne deutlichen Nucleolus, so finden sich zwischen diesen Kernen auch alle Übergänge, und in jedem Teil des Dorsal- und Ventralfeldes kann sich jede Kernart finden, wenn auch allerdings in den Kernhaufen nur dunkle, meist nicht einmal große dunkle Kerne vorkommen und auch sonst der Gesamtcharakter der Kernbevölkerung der einzelnen Regionen verschieden ist.

Wanderzellen habe ich in den Seitenfeldern nicht gesehen, kann allerdings auch nicht behaupten, besonders darauf gerichtete Studien gemacht zu haben. Dringen solche Elemente bei Nematoden in die verschiedenen Gewebe ein, so mögen sie sich auch einmal im Seitenliniengewebe finden, geändert wird dadurch an der Deutung desselben nichts.

Was das excretorische Drüsengewebe (nach GOLDSCHMIDT) betrifft, so finde ich keinen zwingenden Grund, es vom übrigen Seitenliniengewebe zu trennen, da wir ja Differenzierungen innerhalb des Plasmas der Dorsal- und Ventralreihe bereits häufiger gesehen haben. Ich finde es bei gut konserviertem Material nicht, bei anderm tritt es oft recht deutlich hervor, meist scharf begrenzt, nur gegen die Basis hin häufig so kontinuierlich in das andre Gewebe übergehend, daß sich eine Abgrenzung nicht finden läßt. Übrigens kann es selbst im Bereich der Excretionsgefäße streckenweise völlig undeutlich werden, meist nur einseitig. Endlich finden sich manchmal mehrere derartige scharf begrenzte Abteilungen nebeneinander, siehe die Fig. 96. Auch die Kerne, die überall in diesem Gewebe liegen können, sind zwar meist groß mit deutlichem Nucleolus, dunkel oder hell, doch kommen daneben auch alle andern Formen, wenn auch seltener, vor, selbst so kleine, wie man sie kleiner im Kernhaufen auch nicht trifft. Es kann sich daher hier sehr wohl nur um etwas abweichend strukturierte Teile der Grundsubstanz handeln, die durch Reagenzien übertrieben scharf hervortreten.

Vor allen Dingen mag gern im Vorderende noch ein besonderes fremdes Gewebselement in die Seitenlinie verschoben sein, wir interessieren uns für das Grundgewebe dieses Organs, wie es also im hinteren Körperende wesentlich rein vorliegt. Hier fand ja auch Goldschmidt den in Frage kommenden Teil nicht. Immerhin sehen wir in der Seitenlinie, vgl. Fig. 96, noch eine ganze Reihe differenter Elemente.

Ascaris lumbricoides

hier eingehend zu schildern, lohnt wohl kaum, da dieselbe, wie ja auch Goldschmidts Angaben zeigen, mit *megalocephala* außerordentlich ähnlich ist. So kann ich mir hier wohl Figuren und Text sparen und dem Leser die Wiederholung derselben Dinge, die er nun mit geringen Modifikationen schon so häufig hat repetieren hören.

Beide *Ascaris*-Arten zeichnen sich ferner durch ganz besonders hohe Ausprägung des cölomyaren Typus aus, dementsprechend finden wir die langgestreckten, faserartigen Zellen auf Querschnitten in großer Zahl nebeneinander.

Der große Darm ist ungeheuer viel zellreicher, als bei den verwandten Formen aus den Fischen.

Ascaris mystax

zeigt im wesentlichen denselben Bau des Seitenfeldes wie *megalocephala* oder *lumbricoides*, wenigstens bei den etwa 6 cm langen Exemplaren, die mir zur Untersuchung zur Verfügung standen. Diese Ähnlichkeit hat Goldschmidt ganz richtig erkannt.

Bei dieser Form treten im Querschnitt die drei Teile der Seitenlinie mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit hervor. Der Schnitt ist so gewählt, daß er gerade einen der Kerne aus der Zellreihe des Lateralstranges sehen läßt. Er ist wieder größer mit größerem Nucleolus, als die Kerne des Nachbargewebes. Das Feld, das innen den Excretionskanal trägt, ist recht deutlich gegen die paarigen Felder abgegrenzt. Diese zeigen ebenfalls bläschenförmige Kerne von verschiedener Größe mit deutlichem Nucleolus. Derselben enthält jeder Querschnitt eine ganze Anzahl, während man erst eine Reihe Schnitte durchmustern muß, ehe sich im Lateralfeld wieder ein Kern sehen läßt. Fast um jeden der Kerne zeigt das Plasma eine feine Zone, die sich mit Hämalaun stärker färbt, wie wir es beim Pferdespulwurm nur hin und wieder finden. (Daß ein solcher Kern mit seinem dunklen Hof manchmal Beziehungen zu Stützfibrillen haben mag, bezweifle ich nicht.)

Interessant ist, daß es auch hier zu Differenzierungen in der Substanz des Dorsal- und Ventralfeldes kommt, indem nach innen zu ein Randstreifen andern (dichteren) Baues sich streckenweise scharf gegen die Hauptmasse des Seitenfeldes absetzt und sich undeutlich an dessen Rändern basalwärts verfolgen läßt, wo er schließlich ohne Grenze allmählich in das übrige Gewebe des Seitenfeldes, besonders der Basis desselben, und in die Subcuticula übergeht. Die vorderen Teile der erwachsenen *megalocephala* zeigen im Grunde ganz ähnliches, nur wenig modifiziert.

Auch die Kernhaufen, jene Ansammlung dicht gedrängter kleiner Kerne, treten bei dieser Form auf, etwa in demselben Maßstab, wie bei *Ascaris megalocephala*. Von diesen kleinsten Kernen des Seitenfeldes finden wir dann alle Größenabstufungen bis zu den größten Kernen in der Nähe der Cuticula oder in den am meisten einwärts gelegenen Teilen der Seitenfelder. Am größten sind diese Haufen bei alten Exemplaren, die ich noch, nachdem die Arbeit im übrigen abgeschlossen war, aus der Sammlung des hygienischen Institutes hier durch die Güte des Herrn Prof. PFEIFFER erlangte, dem ich dafür hier aufs wärmste danke.

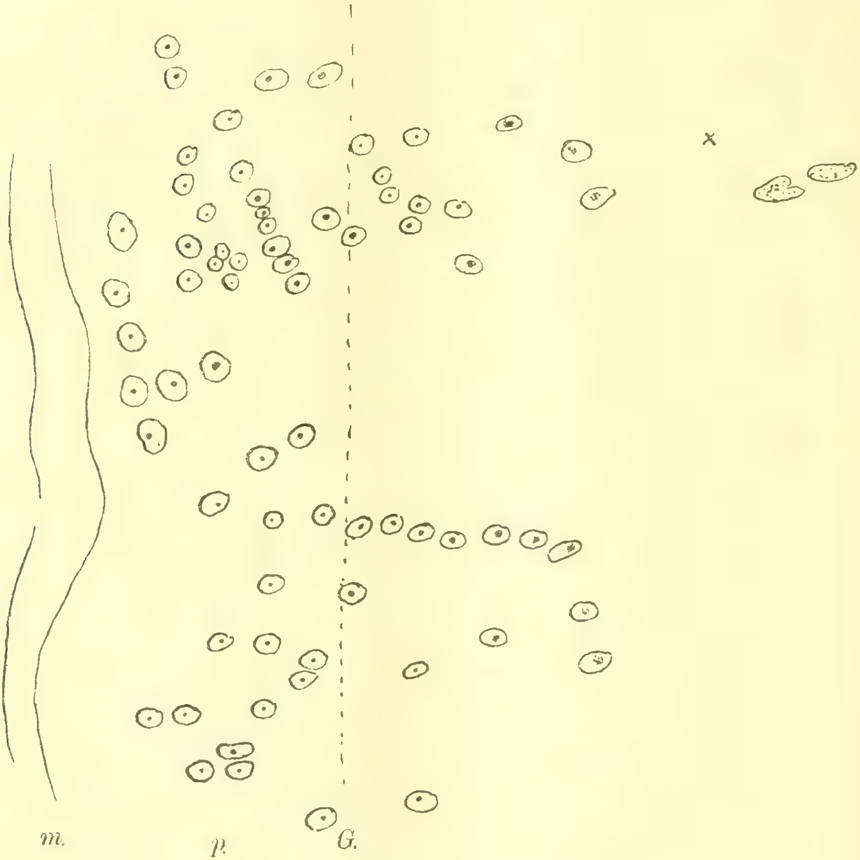
Bei den größten Exemplaren von über 17 cm Länge ist jeder Kernhaufen sehr kernreich, doch sind die Kerne größer und stehen weiter voneinander, als in den jüngeren Stadien, so daß man nur noch undeutlich bei der Betrachtung von Querschnitten den Eindruck eines »Kernhaufens« erhält. Von dem Kernhaufen aus nimmt nun die Dichtigkeit der Kernstellung nach jeder Richtung rasch ab, das geht so weit, daß sich in demselben Strang zwischen zwei aufeinander folgenden Kernhaufen oft ein oder zwei Querschnitte finden, die völlig kernfrei sind. Solchen Stellen liegt dann im symmetrischen Teil meist eine Gegend großer Kernzahl, also häufig ein Kernhaufen, gegenüber.

Bei mittelgroßen Tieren sind die Kernhaufen schön dicht, so daß man sie auch auf dem Querschnitte sofort erkennt. Bis zu ganz kernlosen Durchschnitten sah ich es hier im Dorsal- und Ventralfeld nicht kommen.

Am engsten stehen natürlich die Kerne der Kernhaufen bei noch kleineren Exemplaren (etwa 3 cm), bei denen man ihre Reihe auch im

Flächenpräparat sehr deutlich übersieht. Wie alle Kerne des Tieres, sind natürlich auch die der Kernhaufen wesentlich kleiner, als bei erwachsenen Würmern.

Die Subcuticula geht durchaus ohne Grenze und ohne wesentliche Veränderung ihrer Struktur in die Seitenlinien über. Sie enthält auch bei dieser Art Kerne. Textfig. *oo* zeigt sie in der Nähe eines Seitenfeldes mit dessen basalen Kernen zusammen von einer 17 cm langen *Ascaris*. Schon hier fällt auf, daß die Kerne in Gruppen, ja meist in Reihen parallel der Ringelung der Cuticula, geordnet sind, und je weiter wir uns von den Seitenlinien entfernen, desto mehr tritt diese Verteilung

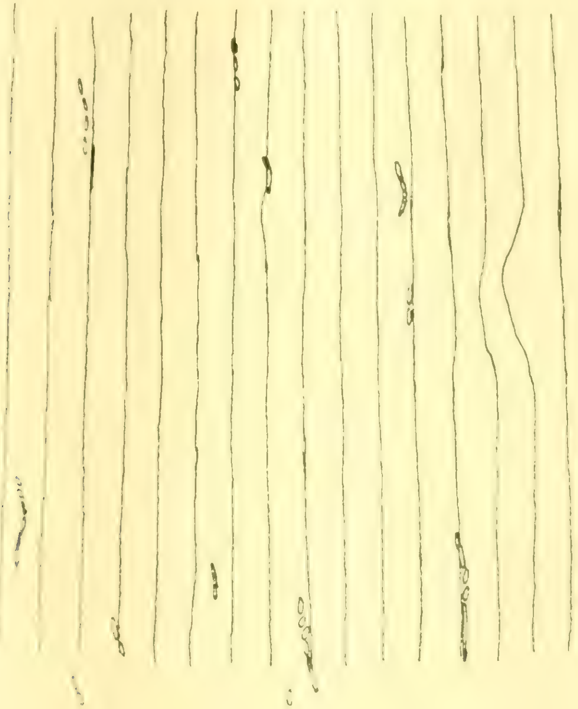


Textfig. *oo*.

Ascaris mystax. Etwas mehr als die Hälfte eines Seitenfeldstückes mit den subcuticularen Kernen der nächsten Nachbarschaft. Nur die basal gelegenen Kerne sind im Seitenfeld eingetragen. *m*, Mittelstrang; *p*, paariger Teil; *G*, Grenze des Seitenfeldes.

hervor, wie das Flächenbild Textfig. *pp* aus nächster Nähe eines Medianfeldes lehrt.

Wenn nun auch, wie man daraus ersieht, die Kerne der Subcuticula sich überall in derselben finden, so sind sie doch in der Nähe der Seitenfelder weitaus am häufigsten, wie besonders die Durchmusterung einer Querschnittserie lehrt. Diese Anordnung ist schon von mehreren Autoren bei den großen Ascariden beobachtet und darauf hingewiesen, daß sich aus ihr natürlich Differenzen im Aussehen der Subcuticula und ihrer Kerne in Quer- und Längsschnitten ergeben.



Textfig. *pp*.

Ascaris mystax. Kernreihen der Subcuticula in der Nähe eines Medianfeldes. Flächenbild bei schwacher Vergrößerung.

Den feineren Bau dieser Kerne zeigt Fig. 97 *a* aus der Nähe der Medianfelder. Die Kerne sind von unregelmäßiger Gestalt und enthalten je ein sehr kleines tief dunkel gefärbtes Kernkörperchen, weit kleiner, als die Nucleolen der Seitenlinie. In der Nähe letzterer läßt sich ein abweichender Bau erkennen. Fig. 97 *b*. Die Kerne in nächster Nähe desselben zeigen noch denselben Bau wie die Seitenfeldkerne, dann tritt (es beginnt bei * in Textfigur) ein Fehlen der Nucleolen auf, vermittelt durch ein Größer-, Blasser- und Unregelmäßigwerden derselben. Diese Zone nucleolusloser Kerne (Fig. 97 *b*) ist nur schmal, im größten Teil der Subcuticula finden wir in den Nuclei das kleine Kernkörperchen.

Was mir nun das vergleichende Studium von Katzenspulwürmern verschiedener Größe besonders interessant gemacht hat, ist der Umstand, daß ich bei jüngeren Tieren die Subcuticula fast kernlos fand. Nur an einzelnen beschränkten Stellen findet man im Flächenpräparat in nächster Nähe des Seitenfeldes eine kleine Herde großer nucleusloser Kerne, die ähnlich sind den oben in gleicher Gegend beschriebenen des erwachsenen Tieres. Solche Stellen sind häufig nur auf einer Seite der Seitenlinie ausgebildet. Im übrigen zeigt der weite Bereich der Subcuticula nicht einen Kern. Es erklärt sich daraus, daß man bei jungen Tieren oft eine sehr große Zahl successiver Querschnitte durchmustern muß, bis man das Glück hat, an eine solche Stelle zu gelangen und auf einer Anzahl Schnitte neben der Seitenlinie Subcuticularkerne zu finden.

Da nun beim erwachsenen Tier in der Subcuticula die Kerne sich ebenso gut färben, wie im Seitenfeld, und da anderseits die Kerne bei den jüngeren Tieren an einzelnen Stellen auch und dann deutlich gefunden wurden, so scheint es mir ausgeschlossen, daß die Mehrzahl der subcuticularen Nuclei bei den jüngeren Individuen infolge mangelhafter Färbung usw. übersehen sein sollten. Ich bin also der Ansicht, daß bei jungen Exemplaren von *Ascaris mystax* fast die ganze Cuticula noch kernfrei ist, während sie beim erwachsenen Tier reichlich Nuclei enthält. Übrigens ist die Subcuticula bei 6 cm langen Tieren jedenfalls nicht dünner als bei 17 cm langen.

Bei diesen jungen Tieren entbehrt im Rumpfe die Dorsallinie der Kerne, wie gewöhnlich, die Ventrallinie besitzt solche, vorn sind alle Längslinien kernhaltig

Die Muskulatur auch dieser Art ist hochgradig cölomyar. Im Querschnitt wird infolgedessen jedes Muskelfeld aus sehr zahlreichen Fasern gebildet. Die Breite der Muskelfelder ist dabei, wie es auch beim erwachsenen Pferde- und Schweinespulwurm der Fall ist, im Verhältnis zu den Seitenfeldern außerordentlich breit.

Ascaris decipiens und *Ascaris osculata*

zeigen, wie aus den Abbildungen von Jägerskiöld und Nassonow hervorgeht, bei den von ihnen untersuchten Exemplaren ganz denselben

Bau, wie er hier für *Ascaris mystax* beschrieben wurde, d. h. eine tief eingewulstete Seitenlinie mit zahlreichen Kernen, doch bildet keiner der Autoren die mittlere Kernreihe ab. In die Subcuticula zeichnet ebenfalls keiner Kerne. Leider findet sich über letztere auch im Text nichts erwähnt.

Über

Ascaris Kükenthali

die nach JÄGERSKIÖLD mit *Ascaris simplex* identisch zu sein scheint, schreibt COBB, er finde stets in den Seitenlinien eine ziemlich große Anzahl Kerne mit einem oder mehreren Kernkörperchen (also ganz wie bei der jungen *mystax*). Mit Ausnahme der Längslinien hat er jedoch Kerne in der Subcuticula nicht gefunden, doch habe er nur erwachsene Tiere untersucht, fügt der Autor hinzu. Dazu ist zweierlei zu bemerken: Wenn, wie sich hier aus der Abbildung ergibt, das Seitenfeld dieser Art gebaut ist, wie bei *mystax* usw., so ist es allerdings sehr wohl denkbar, daß die Species zeitlebens diesen Bautypus nicht überschreitet. Anderseits muß man sagen, daß es schwer ist, ein Merkmal dafür zu geben, daß eine *Ascaris* wirklich ausgewachsen ist.

Ascaris bulbosa

ergab demselben Autor einen wesentlich andern Befund. Ihm lagen erwachsene Tiere und solche in der Häutung (vielleicht auch jüngere?) vor. Von den sich häutenden Exemplaren berichtet er das Folgende: »Ich bemerkte eine große Anzahl Kerne an der äußeren Grenze der Seitenfelder, einer Stelle, wo beim erwachsenen Tier sie in großer Anzahl nicht vorkommen. Sie schienen schiefe Ausläufer in die Subcuticula hineinzuschicken.« Im übrigen sagt er nur, daß er Kerne in allen Teilen der Subcuticula beobachtete.

Sollte sich letzteres nur auf erwachsene Exemplare beziehen, so hätte COBB das interessante Schauspiel vor sich gehabt, wie die Nuclearisierung der Subcuticula und Veränderung des Seitenfeldbaues vor sich geht. Es ist sehr schade, daß sich aus den Angaben des Autors hierüber nicht mehr entnehmen läßt.

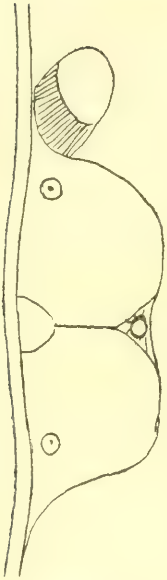
Stellt man diese Form als synonym zu *Ascaris osculata* (vgl. LINSTOW) oder *decipiens* (vgl. JÄGERSKIÖLD), erhält auch der Umstand Bedeutung, daß JÄGERSKIÖLD von seinen kleineren Exemplaren Subcuticularkerne nicht abbildet.

Ascaris ferox

endlich zeigt nach NASSONOWS Abbildungen, deren eine ich hier des Interesses halber im Schema wiedergebe, Textfig. *qq*, von allen bisher besprochenen Ascariden den einfachsten Bau. Liegt danach doch jederseits in den paarigen Feldern nur eine einfache Kernreihe. Im Mittelfeld ist auf dem betreffenden Schnitt ein Kern nicht eingezeichnet. Die Kerne sind bläschenförmig, mit deutlichem Nucleolus. Ich schließe daher diese Form als einfachste an die übrigen Ascariden der Säugetiere an. Sie verhält sich zu denselben etwa wie *Oxyuris vermicularis* zu *ambigua* und *curvula*.

Interessant ist noch, daß Nassonow eine deutliche Differenzierung eines schmalen basalen dichten Plasmas von einem lockeren, alveolären einzeichnet, das den größeren inneren Teil der paarigen Felder einnimmt.

Der Seitenlinie ist an dieser Stelle wieder das Excretionsrohr eingelagert.



Textfig. *qq*.

Ascaris ferox. Seitenfeldquerschnitt, schematisiert nach Nassonow.

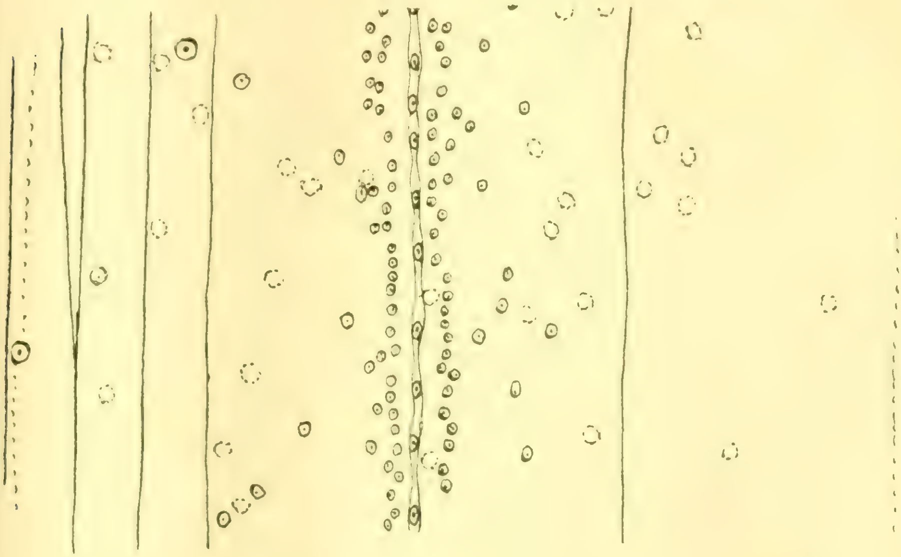
Alle Ascariden, die hier zuletzt aufgezählt wurden, zeigen also deutlich dreiteiliges Seitenfeld, soweit wenigstens die Autoren die mittlere Reihe seltener größerer Kerne beachtet haben. Alle zeigen bläschenförmige Kerne. Mit Ausnahme der letztgenannten Species werden ihrer eine größere Anzahl auf jedem Querschnitt der paarigen Felder getroffen, die sich in allen Teilen des Dorsal- und Ventralfeldes verbreiten. Während wohl bei allen jugendlichen Exemplaren neben diesem einfachen Bau der Seitenlinie Kerne in der Subcuticula fehlen (über die Medianlinien liegen so wenig Angaben vor, daß allgemeine Schlüsse nicht erlaubt erscheinen), findet bei einer Reihe von Formen später noch eine lebhafte Kernvermehrung statt, infolge deren die Kerne des ausgewachsenen Seitenfeldes relativ viel kleiner geworden sind, Kernhaufen und andre Differenzierungen auftreten, und die Subcuticula, Median- und Submedianlinien reichlich mit Kernen bevölkert werden.

Agamonema commune?

Diese Form, die einen Bohrzahn und bereits durchschimmernde Lippen, sowie einen zugespitzten Schwanz zeigt, habe ich häufig im Dorsch, im Peritoneum des Darmes, der Leber und des Gekröses eingekapselt, getroffen.

Auch hier, Fig. 99, zeigt sich im wesentlichen derselbe Bautypus, wie bei den andern Ascariden der Säugetiere. Die Seitenlinie ist deutlich in zwei Teile geteilt, zwischen denen sich das schmale Lateralfeld von der Basis her eingekeilt findet. Dasselbe enthält eine einzige Längsreihe von Kernen, vgl. Textfig. *rr*, welche diejenigen der nächsten Umgebung nur sehr wenig an Größe übertreffen.

Das Dorsal- und Ventralfeld sind weit ins Innere des Körpers eingewulstet und nicht nur an der Basis, sondern auch in den in die Leibeshöhle vorragenden Teilen reichlich mit Kernen versehen. Immerhin stehen dieselben in nächster Nähe des Mittelfeldes am dichtesten und werden von da ab spärlicher.



Textfig. *rr*.

Agamonema commune? Seitenfeld. Flächenansicht, die Kerne in den einwärts gewulsteten Teilen mit unterbrochener Linie.

In der gleichen Richtung, wie ihre Zahl abnimmt, nimmt ihre Größe zu, so daß wir an der Basis nahe dem Mittelfeld sehr zahlreiche kleine Kerne, in der Nähe etwas größere, in den innersten Teilen der Seitenlinie die größten Kerne finden (sie sind in der Textfig. *rr* mit unterbrochener Linie gezeichnet), die zum Teil auch die Lateralkerne noch an Größe übertreffen. Es ist hier also anscheinend bereits dieselbe Gegend das Proliferationscentrum, die bei den erwachsenen Pferdespulwürmern die Kernhäufchen entwickelt.

Das Gewebe des Syncytium in den paarigen Feldern ist grob netzförmig in den inneren Teilen, feiner alveolär in den basalen Teilen, unmittelbar an der Cuticula recht dicht gebaut. Oft hat man den Eindruck, als ob durch die Stränge des Netzes ein basaler mittlerer von einem inneren lateralen Teil der paarigen Stränge abgegrenzt würde.

In der Subcuticula traf ich nie Kerne. Für das Dorsalfeld des Rumpfes gilt das gleiche.

Interessant ist hierbei, daß die Zerstreuung zahlreicher Kerne im Seitenfeld also schon bei den Larven dieser Ascariden ausgebildet ist und nicht erst mit der kolossalen Volumzunahme aller Gewebe im geschlechtsreifen Tiere entsteht.

Die Muskulatur dieser Art ist nicht sehr stark cölomyar, doch sind die einzelnen Fasern sehr lang gestreckt, und es finden sich viele derselben auf einem Querschnitt nebeneinander.

Ein *Agamonema* (*capsularia*?) mit Bohrzahn, durchschimmernden Lippen und kurzem völlig abgerundeten Schwanz und feiner kurzer Spitze am Hinterende, das ich in *Clupea harengus* fand, zeigt im wesentlichen genau denselben Bau von Seiten-, Bauch- und Rückenlinie, sowie den Mangel an Kernen in der Subcuticula. Die Verjüngung des Seitenfeldes gegen die Basis hin tritt im Querschnitt noch deutlicher hervor.

Die Muskulatur ist hochgradig cölomyar, die einzelnen Fasern sind langgestreckt, und der Querschnitt zeigt daher zahlreiche Muskelfasern nebeneinander.

Hierher ist auch wohl nach v. Linstow *Ascaris eperlani* zu stellen, die in den Rückenmuskeln des *Osmerus eperlanus* schmarotzt und wie die Agamonemen eine Larvenform ist. Der von v. Linstow gegebene Querschnitt eines Seitenfeldes, in dem auch das Mittelfeld zur Darstellung kommt, zeigt genau dasselbe Bild, wie unsre beiden Agamonemen.

Letztere sicher zu bestimmen, gelang mir nicht. Wieviel *Ascaris*-Larven in Fischen eingekapselt vorkommen, ist schwer zu sagen. Nach dem nicht seltenen Vorkommen vermute ich in ihnen *capsularia* und *commune*. Wenn erstere die Jugendform von *Ascaris simplex* ist, so würde das ganz gut stimmen, da nach den Literaturangaben (Jägerskiöld) der Bau des Seitenfeldes ganz dem meiner Agamonemen entspricht. Letztere möchte ich kaum mit v. Linstow, 1884, für Jugendformen von *Ascaris incurva* aus *Xiphias gladius* halten, denn wenn ich auch letztere Form nicht näher untersuchen konnte, so ist mir doch nicht wahrscheinlich, daß ihre Seitenlinie anders als bei den übrigen Fischnematoden gebaut sein soll.

XI.

Wir wenden uns nun einer neuen Gruppe zu, den Lungenstrongyliden, von denen mir leider zur Untersuchung nur Material von *Strongylus filaria* vorgelegen hat, das ich der Güte meines Freundes Dr. HEINE in Hannover danke. Ich möchte nicht unterlassen, ihm an dieser Stelle noch einmal vielen Dank für seine Hilfe zu sagen.

Strongylus filaria

läßt, wie aus unsrer Fig. 100 ersichtlich, auch deutlich die Dreiteilung der Seitenlinie erkennen, die auch hier aus einem schmalen Lateralstrang und, dorsal und ventral von demselben, einem breiteren und dickeren Dorsal- bzw. Ventralstrang besteht.

Während das Gewebe des mittleren Feldes ein großalveoläres Aussehen und im allgemeinen nur geringe Tinktionsfähigkeit zeigt, findet sich ein derartiger Bau in paarigen Teilen nur an deren Basis wie ein der Cuticula angelagerter Halbmond, dessen Substanz an der oberen und unteren Grenze, sowie gegen das Mittelfeld von dem einwärts gelegenen Plasma umfaßt wird. Dies erreicht also so in jedem der paarigen Felder an zwei Punkten die Cuticula. Es ist wesentlich dunkler mit Hämalaun gefärbt und zeigt einen gleichmäßig dichten, fein granulierten Bau.

Jedes der drei Felder enthält eine einzige Reihe großer Kerne.

Die Kerne des Dorsal- bzw. Ventralfeldes sind sehr groß, aber mit chromatischen Brocken verschiedenen Kalibers reichlich erfüllt. Sie stehen ziemlich dicht, wenn auch nicht so sehr, wie bei manchen andern Formen, so daß man von ihnen etwa in jedem dritten, vierten (10 μ) Schnitt ein Paar antrifft. Ihr Aufenthaltsort ist die dichte innere Plasmamasse der paarigen Teile.

Entsprechend dem Gesamtbau des Mittelstranges muß sein Kern stets im lockeren, wabigen Gewebe liegen. Die Kerne sind nicht unbeträchtlich kleiner, als die der paarigen Felder und kommen in viel geringerer Zahl vor. Immerhin ist dieselbe gegenüber etwa *Oxyuris* sehr vermehrt. Die Kerne zeigen im wesentlichen denselben Bau wie ihre Nachbarn, doch scheint die Chromatinverteilung etwas feiner zu sein.

In der Rückenlinie sah ich auf meinen Schnitten aus dem Bereich des Rumpfes keine Kerne, in der Bauchlinie kommen einzelne vor. Die Subcuticula läßt keine Kerne erkennen.

Die Muskulatur dieser Form ist hochgradig polymyar und reduziert cölomyar. Letzterer Begriff soll bedeuten, daß, obwohl die Bretter der contractilen Substanz die für Cölomyarier charakteristische Anordnung besitzen, indem insgesamt der contractile Teil der Zelle durch Aufbiegung der Ränder Rinnenform erhält, so daß die einzelnen Bretter teils senkrecht zur Cuticula, größtenteils aber in andrer, endlich tangentialer Richtung aufeinander liegen, doch keine große Entwicklung contractiler Substanz erreicht wird, weil dieselbe an jeder Faser nur eine enge, niedrige Rinne bildet, der ein ziemlich großer, nach innen vorspringender Plasmateil gegenübersteht; vgl. die Fig. 100.

Der Mitteldarm zeigt im Querschnitt wenige große Zellen, die im Sublimatpräparat sich gegeneinander so wenig abgrenzen, daß man sie fast für ein Syncytium halten könnte. Der Bau ihrer großen runden Kerne entspricht dem des Dorsal- und Ventralfeldes der Seitenlinie.

Auch Augstein (1894) hat bei *Strongylus filaria* in der Seitenlinie je zwei Kernreihen beobachtet, dagegen die Lateralreihe nicht gesehen, ebenso hat er in beiden Medianlinien keine Kerne gefunden. Die Cuticula ist nach ihm kernfrei.

Die Species soll platymyar und holomyar sein. Aber abgesehen davon, daß holomyare Nematoden im Schneiderschen Sinne noch nie mit Sicherheit beobachtet wurden, geht schon aus den sehr guten Figuren des Autors selbst die cölo- und polymyare Natur seines Objektes hervor.

Strongylus convolutus

können wir hier einfügen, da wir von Stadelmann (1892) eine gute Schilderung besitzen:

»Wie allen vorhergehenden Autoren, die kleinere Nematoden beschrieben, gelang es auch mir nicht, Kerne in derselben (der Subcuticula) oder überhaupt eine zellige Struktur nachzuweisen. Ihre Verbindung mit der Cuticula scheint eine sehr innige zu sein. . . . . In ihrem Verhalten und ihrer Zusammensetzung stimmt sie so ziemlich mit den Längslinien überein, die auch hier nur mächtiger entwickelte Teile der Subcuticula zu sein scheinen . . . . Von den beiden Medianlinien, die ja in der Mitte des Rückens und Bauches vom Kopf bis zum Schwanzende verlaufen, ist am meisten die ventral gelegene entwickelt. Beide stellen einen Plasmastrang dar. In der Struktur stimmen sie mit der Subcuticula überein, und pflichte ich daher Schneider vollkommen bei, wenn er sagt (l. c. S. 208): »Nach innen setzt sich die subcutane Schicht in die Medianlinien fort. Auch habe ich keine Kerne in ihnen bei geschlechtsreifen Tieren gefunden. Jede Laterallinie zerfällt der Länge nach in zwei Teile, deren Trennungsflächen senkrecht zur Körperoberfläche stehen. Das Plasma dieser Abteilungen ist grob gekörnt und enthält große Kerne, die in ziemlich bestimmten Zwischenräumen auftreten. .... Mit LEUCKART (S. 14) stimme ich vollkommen überein, daß ihrem morphologischen Verhalten nach die Seitenlinien weiter nichts als Auswulstungen der Subcuticula sind, wenngleich das Auftreten deutlicher Kerne dagegen zu sprechen scheint, wie auch SCHNEIDER S. 216 erwähnt, daß das Gewebe der Seitenfelder nach außen mit der subcutanen Schicht ohne Unterschied zusammenhängt.

Strongylus micrurus

weist nach STRÖRSE (1891) unter der Cuticula beim erwachsenen Tier eine außerordentlich dünne Schicht ohne Kerne auf. Diese Schicht, die Subcuticula, ist an zwei Stellen mächtig entwickelt, nämlich an den beiden Körperseiten (in den Medianlinien dagegen verhältnismäßig nur wenig verdickt). In den Seitenlinien liegt ein Gefäß, an jeder Seite desselben 0,01 mm große, glasig helle Kerne in regelmäßigen Abständen.

Strongylus paradoxus.

v. RZEWUSKI gibt über Kerne in der Subcuticula nichts an. Dagegen findet man nach ihm zahlreiche Kerne in den beiden Seitenfeldern. Die Medianlinien haben eine nur unbedeutende Dicke und fallen deshalb nur wenig ins Auge. Sie erscheinen als einfache Körnerstränge von 0,080 mm Dicke, die über die Muskelschicht nicht vorspringen und keine Kerne aufweisen.

NASSONOWS Abbildung (1900) zeigt bei dieser Species im Flächenpräparat nun deutlich die typische dreiteilige Seitenlinie mit den größeren häufigeren Kernen in den paarigen, den kleineren selteneren (etwa 1 : 2 bis 3) Nuclei im unpaaren Feld, je zu einer Reihe angeordnet.

Groß ist also die Übereinstimmung bezüglich des Kernmangels in der Subcuticula.

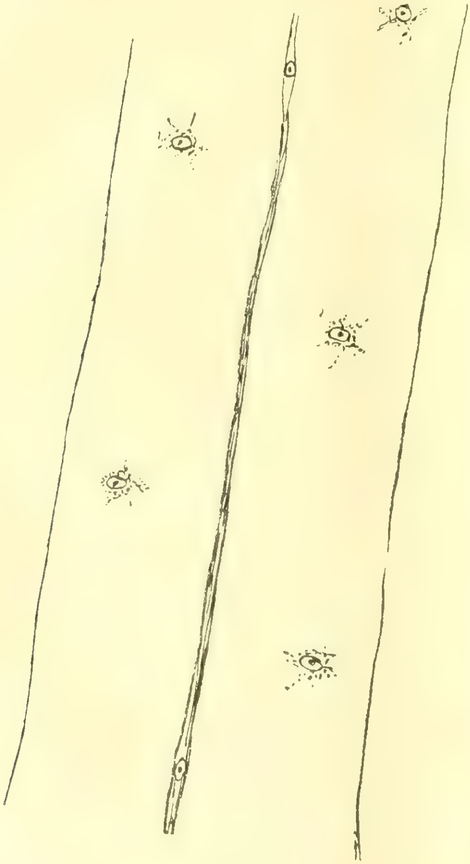
Auch eine Teilung der Laterallinien wird meist beobachtet, jedoch gewöhnlich nur eine solche in zwei Stränge angegeben. Wie nun sicher AUGSTEIN das Mittelfeld übersehen hat und selbst bei den so häufig untersuchten Ascariden dasselbe erst relativ spät entdeckt ist, so darf man wohl annehmen, daß von STADELMANN und STRÖRSE die relativ seltenen Kerne desselben übersehen sind, ebenso wie die spärlichen der Bauchlinie von fast allen Autoren nicht bemerkt wurden.

Dies angenommen, würde die ganze Gruppe in sich und mit den sonstigen Nematoden bezüglich der Epidermisverhältnisse gut übereinstimmen.

Soweit die Abbildungen der Autoren die Muskulatur zu beurteilen erlauben, handelt es sich überall um die gleiche hochgradig polymyare, reduziert cölomyare Bauart wie bei *Strongylus filaria.*

XII. *Strongylus nodularis*

aus dem Magen der Gans zeigt deutlich die typischen Verhältnisse. Fig. 101 läßt uns auf einem Schnitt durch die breite, niedrige Seitenlinie deren Zusammensetzung aus drei Feldern, zwei breiten paarigen und einem sehr schmalen, dieselben trennenden, unpaaren Feld erkennen. Jedes dieser Felder besitzt seine Kernreihe, vide Textfig. *ss*, ähnlich wie die bereits besprochenen Strongyliden. Die Kerne stehen in ziemlich großem Abstand, die der Lateralreihe in reichlich doppelt so weitem wie die der paarigen, die einander im Dorsal- und Ventralfeld nicht symmetrisch zugeordnet sind. Die Kerne der paarigen Felder sind auch in diesem Falle die größeren. Alle Kerne sind bläschenförmig, chromatinarm, mit deutlichem Nucleolus. Fig. 101 *a* und *b* zeigen zwei successive Schnitte, von denen der erste einen Kern der mittleren, der zweite einen solchen der Dorsalreihe aufweist.



Textfig. *ss*.
Strongylus nodularis. Stück der Seitenlinie. Flächenbild.

In der Subcuticula konnte ich keine Kerne entdecken, ebensowenig in der Dorsallinie im Bereiche des Rumpfes.

Die Muskulatur ist polymyar und nur sehr wenig cölomyar.

Strongylus striatus (Fig. 106)

zeigt Verhältnisse, die sich der vorigen Form eng anschließen. Die Dreiteiligkeit des Seitenfeldes ist deutlich, der Lateralstrang schmal mit kleineren selteneren Kernen. Überhaupt stehen die Kerne nicht sehr dicht. Sie sind in den paarigen Feldern sehr groß. Alle Nuclei haben deutlichen Nucleolus. Die Gesamtform des Seitenfeldes ist breit und besonders im hinteren Körperteil flach.

Die Subcuticula ist kernlos, die Medianlinien zeigen im Rumpf den gewöhnlichen Befund.

Die Muskulatur ist polymyar, aber fast platymyar.

XIII.

Aus der Gattung *Pseudalius*, die ich hier anschließe, stelle ich voran

Pseudalius minor,

eine kleine, mehr gedrungen gebaute Form.

Die Verhältnisse der Seitenfelder sind in dieser Gattung nicht so übersichtlich, wie in den bisherigen. Das rührt daher, daß das Mittelfeld nur sehr gering entwickelt erscheint, als ein kleiner Strang helleren Plasmas, der auf jedem Querschnitt als ein kleines, helles Feld sichtbar ist, und daß das Dorsal- und Ventralfeld einwärts von diesem hellen Plasmastrang so miteinander verschmelzen, daß eine Grenze zwischen beiden mir nicht sichtbar geworden ist, vgl. Fig. 102*a rSl*. Wenn nun auch die Kerne der paarigen Stränge im ganzen sich auf beiden Seiten der Laterallinie halten, so bilden sie doch dort keine deutliche Reihe, sondern stehen bald mehr in der Mitte, bald mehr dem Rande der Seitenlinie genähert. Nicht selten findet sich sogar ein Kern mitten in der Seitenlinie, direkt einwärts von deren Mittelfeld. Solche Kerne, Fig. 102 *b*, unterscheiden sich nicht wesentlich von den übrigen Nuclei der paarigen Felder. Sie erscheinen, wie diese, groß, kugelig, mit groben dunklen chromatischen Brocken und einem unter diesen sich kaum abhebenden Nucleolus, besitzen also mit den Nuclei von *Strongylus filaria* einige Ähnlichkeit. Sie liegen ebenfalls in dem durch das Zusammenfließen von Dorsal- und Ventralfeld entstandenen Syncytium, und zwar in dessen dunkel sich tingierenden basalen Teil grobkörnigen Protoplasmas, während der nach innen zu von diesem gelegene hellere Teil stets kernfrei bleibt.

Derselbe ist, wie das ganze Seitenfeld, vorn schlanker und höher, Fig. 102 *b*. um von da nach hinten niedriger und breiter zu werden, Fig. 102 *a*, 102 *c*.

Auch im Mittelfeld treten nun von Strecke zu Strecke Kerne auf, Fig. 102 *a*, *c*, die etwas kleiner sind als die übrigen, radiär ein wenig zusammengedrückt erscheinen und einen deutlichen Nucleolus aufweisen, während das Chromatin feiner verteilt ist, als in denen der Umgebung. Diese Kerne sind auch hier zahlreicher als bei den Oxyuren, finden sich aber, wie bei jenen, stets symmetrisch rechts und links. In diesen Kernen (Fig. 102 *a* *lSl*, Fig. 102 *c* zeigen sie in verschiedenen Körpergegenden) sehe ich die Nuclei der Lateralreihe.

Die Subcuticula ist auch bei dieser Form überall völlig kernfrei.

Von den Medianlinien zeigt im Bereich des Rumpfes die Rückenlinie ebenfalls keine Kerne, wohl aber stehen solche vereinzelt in der Bauchlinie. Im Vorderende finden sie sich in allen Längswülsten.

Die Muskulatur unsrer Art ist hochgradig polymyar und cölomyar, wenn sich die contractile Substanz auch nicht, wie bei manchen Ascariden, häufig um die Enden der Faser zu schließen scheint, so ist doch der der Subcuticula anliegende Teil nur sehr schmal, während die nach innen umgebogenen Ränder sehr hoch sind. So erscheint jede Faser wie eine senkrecht zur Cuticula gestellte Platte. An jeder solchen hängt das Sarcoplasma der Zelle wie ein Sack, der nach der Medianlinie herübergedrückt ist, und erst dicht neben der letzteren findet sich dann der Kern der betreffenden Muskelfaser (Zelle), der in seinem Bau im wesentlichen mit dem der Seitenfeldkerne übereinstimmt.

Auf diese Weise sind die Muskelkerne rechts und links neben jeder Medianlinie zu einem Längsstreifen angeordnet, was auch Flächenbilder sehr schön übersehen lassen.

Der Mitteldarm besteht im Querschnitt aus wenigen großen Zellen, zwischen denen im Sublimatpräparat Grenzen nicht zu sehen waren, so daß man von einem Syncytium sprechen könnte. Auch ihre Kerne zeigen dieselbe rundlich-bläschenförmige Gestalt mit groben Chromatinbrocken und undeutlichem Nucleolus, wie die Kerne der Muskulatur und der Seitenlinie.

Pseudalius convolutus

zeigt im wesentlichen ganz denselben Bau der Seitenfelder wie *minor*, auch hier sind die paarigen Teile einwärts vom unpaaren zusammengeflossen. Auch hier findet sich eine innere hellere Plasmamasse gesondert von einer dunklen, grob granulierten, die die Kerne enthält. Nur basal finden wir auch in jedem der paarigen Stränge einen

Längsstreifen helleren Plasmas differenziert, der aber vom Mittelfeld durch einen Zug stark färbbarer Substanz getrennt ist.

Das letztere ist besonders in die Höhe stärker entwickelt, als bei *Pseudalius minor* und läßt einen leicht fibrillären Bau seines Plasmas erkennen.

Die Kerne der paarigen Reihen zeigen im wesentlichen denselben Bau wie bei *Pseudalius minor*, nur daß der Nucleolus vielleicht etwas stärker als dort hervortritt. Im vorderen Teil, wo das Seitenfeld schmal ist, erscheinen sie zum Teil seitlich zusammengedrückt.

Auch hier treten über die Mitte des Seitenfeldes verschobene Kerne auf und sind Längsreihen so wenig deutlich ausgebildet, wie bei der vorigen Form, Fig. 103 *a*.

Die Kerne der Lateralreihe, Fig. 103 *b*, erscheinen wieder im hellen Lateralstrang gelagert, chromatinärmer, mit deutlichem Nucleolus und, wenn auch nur wenig, kleiner, als die der Nachbarschaft. Sie sind viel spärlicher als letztere und stehen rechts und links symmetrisch. Die Substanz der Seitenlinie geht völlig unverändert in die Subcuticula über.

In der Subcuticula fehlen die Kerne.

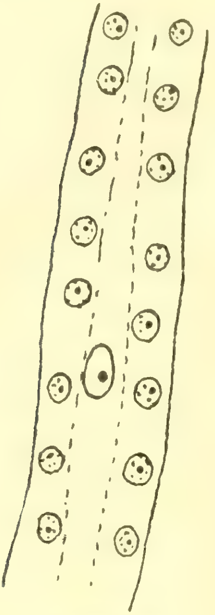
Über die Medianlinien gilt dasselbe, wie bei der vorigen Form.

Die Muskulatur zeigt ebenfalls die gleiche Anordnung, auch der Kerne, wie bei *Pseudalius minor*, nur ist der contractile Teil nicht ganz so stark entwickelt, wie bei diesem und ragt daher nicht so tief in die Leibeshöhle hinein.

Im Mitteldarm liegen Kerne stets zu zwei oder drei in kleinen Nestern beisammen, jeder umgeben von ein wenig stärker färbbarem Plasma. Zellgrenzen sind nicht deutlich, von außen her ziehen zellgrenzenähnliche Linien eine Strecke weit in das Syncytium hinein und teilen um jedes Kernhäufchen oberflächlich ein Stück Protoplasma ab. Die so nur unvollständig getrennten Zellen wären also mehrkernig. Sie sind ziemlich breit und umgeben in nur geringer Zahl das Darmlumen.

Pseudalius tumidus.

Diese kleine Form zeigt insofern einfachere Verhältnisse, als in den paarigen Teilen der Seitenfelder die Kerne genau zu zwei Längsreihen geordnet sind. Zwar stellt sich auch hier der Mittelteil als kleiner, heller Strang (oder im Querschnitt Fig. 104 als ein rundliches, helles Feldchen) dar, der gewissermaßen wie in einem Tunnel den einwärts von ihm sich ohne Grenze vereinigenden paarigen Hälften eingelagert ist, aber, wie gesagt, liegen die Kerne des dorsalen und ventralen Teiles je schön in einer Reihe, so daß Kerne gerade einwärts vom Mittelfeld durchaus nicht beobachtet wurden, vgl. Textfig. *tt*.



Textfig. *tt*.
Pseudalius tumidus. Stück der Seitenlinie. Flächenbild, aus einem Sagittalschnitt.

Zugleich ersieht man aus dieser Figur, daß auch insofern das Verhalten der Seitenlinienkerne von dem bei den besprochenen *Pseudalius*-Species abweicht, als die sehr seltenen Kerne des Mittelstranges hier die des Dorsal- und Ventralteiles sehr beträchtlich in Größe übertreffen. Der Bau der letzteren, die in unsrer Fig. 104 etwas zusammengedrückt erscheinen, ist, wie daselbst zu ersehen, wesentlich der gleiche, wie bei den übrigen *Pseudalius*-Arten. Der Lateralreihenkern ist, wie gesagt, größer, oval und relativ chromatinarm, mit deutlichem Nucleolus.

Die Einlagerung des hellen Mittelfeldes tritt auch in der Flächenansicht der Seitenlinien deutlich hervor und ist in der Textfigur durch zwei Linien markiert.

Die Subcuticula ist bei *Pseudalius tumidus* wie bei *convolutus* und *minor* völlig kernfrei.

Die Muskulatur läßt bei dieser Species den gleichen hochgradig polymyaren und reduziert cölomyaren Typus erkennen, wie bei *Strongylus filaria*, wenn auch die Reduktion der contractilen Substanz nicht ganz so hochgradig erscheint wie dort.

Der Darm zeigt sich auch hier im Querschnitt aus nur wenigen syncytial vereinigten Zellen aufgebaut, deren Kerne denselben Charakter tragen wie bei *Pseudalius minor*.

Pseudalius arcticus

wollen wir hier anschließen. Von ihm bildet v. Linstow Schnitte durch die Seitenlinie ab, die wesentlich mit unserm Bild übereinstimmen. Sie zeigen im nicht ganz nach innen durchgeteilten Seitenfeld im Querschnitt oben und unten einen Kern, während das Mittelfeld als rundliche Scheibe erscheint, in der v. Linstow keinen Kern einzeichnet. Hier wird die Angabe dieses Autors von Cobb ergänzt, der von seinem *Strongylus arcticus* sagt: Die Seitenfelder »erstrecken sich als zwei fast 0,1 mm breite Längswülste von dem einen bis zum andern Ende des Körpers. Sie sind 40 μ dick und aus großen Zellen aufgebaut. Die

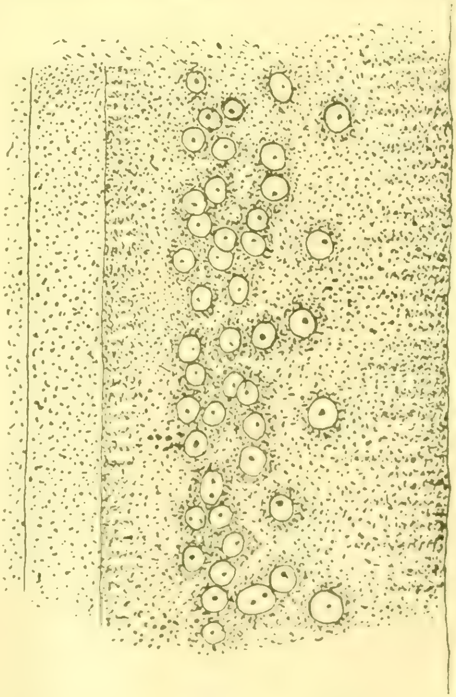
Kerne dieser Zellen, welche ein oder mehrere Kernkörperchen tragen, besitzen einen Durchmesser von 0,01 mm. In der Substanz jedes Seitenfeldes eingebettet, und zwar neben der Körperwand, sehe ich ein Paar Gebilde, welche an allen Querschnitten wie zwei Gänge aussehen. Sie sind aber keine wirklichen Gänge, wie man sich überzeugen kann durch Betrachtung der Fläche. So betrachtet, sehen sie vielmehr wie zwei Reihen von Zellen aus, daß sie jedoch diese Zusammensetzung haben, ist nicht außer Zweifel. (Jedenfalls sind Kerne nicht regelmäßig nachzuweisen.) Diese Angabe kann man wohl auf das rechte und linke Mittelfeld mit seinen seltenen Kernen beziehen.

Der Bau der Laterallinie würde also der des *Pseudalius tumidus* gleichen. Auch die Muskelentwicklung ähnelt dieser Species, doch ist sie nicht so stark reduziert, und im Darmbau zeigt sich ebenfalls Ähnlichkeit mit den andern *Pseudalius*-Arten.

XIV. *Filaria papillosa*

ist die einzige Form dieser artenreichen Gruppe, die ich untersuchen konnte.

Ihre flach ins Innere vorspringende breite Seitenlinie (Fig. 105) läßt die Dreiteilung deutlich hervortreten. Während der mittlere Teil nur sehr schmal ist und seine symmetrisch rechts und links gelagerten Kerne nur in weiten Abständen auftreten, sind die paarigen Stränge mit Kernen reichlich bevölkert. Dieselben verbreiten sich auch einwärts, liegen also nicht nur der Basis an. Jeder läßt in seiner Umgebung einen kleinen dunkler mit Hämalaun sich färbenden Plasmahof hervortreten. Je näher der Mitte, um so kleiner sind durchschnittlich die Kerne, doch ist die Größenzunahme gegen



Textfig. *uu*.

Filaria papillosa. Stück des Seitenfeldes, Flächenbild, etwas mehr als die Hälfte gezeichnet.

den Rand des Seitenfeldes hin keine bedeutende. Dies tritt besonders in Textfig. *uu* deutlich hervor. Den feineren Bau der Seitenfelder und die verschiedenen in ihnen verlaufenden Schichten dichteren und weniger dichten Protoplasmas, sowie die Art des Überganges derselben in die Subcuticula ersieht man in unserm nach einem Goldpräparat gefertigten Schnitt Fig. 105 recht deutlich. Aus demselben geht zugleich hervor, daß die Lateralkerne auch hier die der paarigen Felder an Größe beträchtlich übertreffen.

Alle Kerne sind bläschenförmig, mit nicht reichlichem Chromatin und sehr deutlichem Nucleolus.

Die Subcuticula zeigt keine Spur von Kernen. Die Rückenlinie ist im Rumpfe ebenfalls kernfrei, während sich in der Bauchlinie einzelne Nuclei finden.

Die Muskulatur ist polymyar und hochgradig cölomyar.

Die Angaben, die ich in der Literatur über andre Filarien finde, sind mir leider zum Teil nicht zugänglich.

Thiesing fand bei

Filaria sanguinis hominis

in der Subcuticula keine Kerne. Die Seitenfelder »stellen an beiden Seiten gleich gebaute, schwache Verdickungen der Subcuticula dar. In ihr finden sich Kerne, welche in einer Längsreihe angeordnet sind« (die Figur zeigt jedoch deutlich zwei Längsreihen im Seitenfeld), mit einem schmalen Zwischenstreif, in welchem in dem kurzen gezeichneten Stück kein Kern liegt.

Filaria labiata

soll nach Condorelli-Francaviglia (1895) (nach Ref. Zool. Jahresber.) Hypodermiszellen aufweisen, die nicht zu einem Epithel zusammenschließen. Über die Seitenfelder erfahren wir leider nichts.

Bei

Filaria reticulata

sollen nach Pader (1901) (Ref. Zool. Jahresber.) in der inneren Schicht der Subcuticula längliche, dicht gedrängte Zellen den Eindruck eines Cylinderepithels hervorrufen.

Bei

Filaria Sarasinorum

tritt nach A. Meyers Figur (1896) deutlich eine Zweiteilung des Seitenfeldes auf, und in jedem Teil des Querschnittes findet sich ein basal gelegener Kern. Das Mittelfeld mag hier, wie so oft, übersehen sein.

[*Filaria Zschokkei*

zeigt nach Abbildung desselben Autors ähnlichen Querschnitt wie meine Agamonemen.]

Filaria loa

enthält nach LUDWIG und SÄMISCH (1895) in der Seitenlinie deutliche Kerne, doch fehlen Angaben über die Subcuticula.

So läßt sich ein sicheres Bild über die Verhältnisse dieser Filarien hier nicht entwerfen und muß gewartet werden, bis es gelingt, diese Tiere aufs neue zu untersuchen, mit besonderer Berücksichtigung der hier in Frage kommenden Verhältnisse.

XV.

Von der Schar der übrigen parasitischen Nematoden kleinerer Gruppen konnte ich nichts selbst untersuchen.

Dispharagus denudatus.

Von den Seitenfeldern dieses Wurmes sagt BÜTSCHLI: Dieselben stellen körnige, nicht sehr breite Felder dar, in welchen man an den Rändern je eine Reihe kleiner Kerne herablaufen sieht, während in der Mittellinie sich eine Reihe größerer ovaler Kerne findet; sie besitzen demnach dieselbe Struktur, wie ich sie schon früher von gewissen Oxyuriden zu schildern Gelegenheit hatte.

Muskulatur polymyar.

Über die Subcuticula erfahren wir leider nichts.

Auch für

Heterodera Schachtii

finden wir die Dreiteiligkeit der Seitenlinien von STRUBELL (1888) angegeben, sowie das häufigere Auftreten von Kernen in ihnen, die sonst nur sehr spärlich (? !) vorkommen.

Von

Tropidocercus fissispina

bildet v. LINSTOW 1899 ein dreiteiliges Seitenfeld im Querschnitt ab. In den größeren symmetrischen Hälften finden sich ein bis zwei große Kerne.

Ichthyonema sanguineum

enthält nach v. LINSTOWS Angabe in der Seitenlinie ebenfalls zwei Längsreihen von Kernen.

Bei Jägerskiöld (1894) finden wir leider keine Angabe, weder über Kerne in der Subcuticula, noch über solche in den Seitenfeldern, doch läßt sich aus Jägerskiölds Annahme, daß zahlreiche, in der Subcuticula zerstreute, stark lichtbrechende Körper die von Willemoes-Suhm hier bei *Ichthyonema globiceps* beschriebenen Kernkörper seien, die letzterer als Reste untergegangener Kerne deutet, darauf schließen, daß Jägerskiöld in der Subcuticula keine Kerne gefunden hat.

Die Kerne der Mittelreihe sind leider bei dieser Form von keinem der Autoren beschrieben.

So darf man auch bei dieser Form wohl annehmen, daß die Subcuticula kernlos ist und die zugehörigen Kerne im Bereich des Rumpfes sich in den Seitenlinien finden.

Von

Lissonema rotundatum

bildet v. Linstow im Querschnitt ein Seitenfeld ab mit drei deutlichen Kernen nebeneinander, von denen einer genau in der Mitte, die andern zu ihm etwa symmetrisch liegen. Auch dies ließe sich in unserm Sinne deuten, wenn auch keine Dreiteilung der Seitenlinie gezeichnet ist.

Lecanocephalus annulatus

bespricht Hamann (1895) in seinen Nematoden II. Über die Seitenlinien erwähnt er, daß dieselben breite Wülste sind, die durch einen Zellstrang in eine gleiche Rücken- und Bauchhälfte geteilt werden. In den Seitenwülsten liegen zwei Längsreihen von Kernen, die regelmäßig paarweise angeordnet sind.

Auch diese Form zeigt also das typische Verhalten, das wir besser als Hamann gar nicht darstellen könnten.

XVI.

Als letzte Form hätten wir noch

Mermis

zu beschreiben. Es erscheint dies jedoch hier überflüssig infolge der eingehenden Behandlung, die Rauther derselben gewidmet hat.

Auch er findet das Seitenfeld im Rumpfe aus drei Teilen mit je einer Kernreihe aufgebaut, von denen die dorsale und ventrale unter sich gleich sind, während die mittlere nur mit einem schmalen Fortsatz die Cuticula erreicht.

Bei der Dorsallinie wird von Kernen nichts erwähnt. Sie und die Submedianlinien sind nur insofern von Interesse, als sie ebenfalls Teile des Subcuticulargewebes, im Dienste des Nervensystems verwendet, zeigen.

Die Ventrallinie enthält Kerne, die denen der Seitenlinie in der Struktur entsprechen, aber regelmäßig oval sind; auch sie werden als Matrixzellen der Cuticula angesehen.

Die Subcuticula ist ganz kernlos.

Im Kopfende dagegen finden sich Nuclei in allen vier Hauptlängslinien, die hier wesentlich an Größe zunehmen.

Ich kann diese Befunde aus eigner Erfahrung nur bestätigen, und wenn ich auch die Ventrallinienzellen im Rumpf aus vergleichenden Gründen sonst nicht unbedingt als Matrixzellen der Cuticula ansehen möchte, so kann ich doch nicht leugnen, daß die Mehrzahl der Ventrallinienzellen, die hier sehr zahlreich sind, diesen Eindruck machen.

Dann fällt auf, daß die Kerne der drei Felder in der Seitenlinie an Struktur, Größe und Zahl sich voneinander nicht unterscheiden und nur durch den oben erwähnten Formunterschied eine gewisse, wenn auch unbedeutende Reminiscenz der ursprünglichen Differenz dieser drei Zellreihen gewahrt wird.

Fassen wir die Ergebnisse zusammen, so ergibt sich als Regel, daß, abgesehen vom Schwanzende, hinter den Muskeln, wo eben durch deren Fehlen Längslinien nicht mehr vorkommen, bei den Nematoden die Subcuticula der Kerne entbehrt.

Solche finden sich nur in den Einwulstungen der Subcuticula, die wir Längslinien nennen.

Im Rumpf ist die Dorsallinie kernlos.

Die Ventrallinie besitzt einzelne Kerne, die aber in den Fällen (Fischascariden), wo die Kerne der Seitenfelder, Muskeln usw. von den Ganglienzellkernen deutlich verschieden sind, den Typus letzterer tragen, überhaupt wohl meist dem Nervengewebe zugehören. Von den besonderen Kernen des Anus, Excretionsporus usw. wird dabei natürlich abgesehen.

Meist enthält das Seitenfeld nur drei Reihen von Kernen. Doch können sich letztere auch wesentlich vermehren. Sind sie außerordentlich zahlreich und klein, so finden wir Kernhaufen, d. h. Gruppen dicht gedrängter kleinster Kerne, und zugleich liegen Kerne in großer Zahl in der ganzen Subcuticula und den sekundären Längslinien verbreitet.

Eine Abweichung vom beschriebenen einfachen Grundplan besitzt das Seitenfeld bei einzelnen Formen, indem dort neben den drei Kernreihen einzellige Drüsen (oder Sinneszellen?) vorkommen.

Nie werden in der Seitenlinie Kerne vermißt. Wenn **Schneider** in seiner Monographie dies behauptet, so muß ich ihm entschieden widersprechen.

Im Kopf zeigen alle vier Hauptlängslinien Kerne, zugleich bildet sich das Gewebe der Längslinien, ins Innere des Tieres vordringend, zum Stützapparat für den Nervenring und die nervösen Centren um.

Literaturverzeichnis siehe am Schlusse der folgenden Arbeit.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

Fig. 82 *a*. Seitenfeldquerschnitt von *Rhabditis teres* mit Kern im Mittelfeld. *b*. Dasselbe, Kerne in den paarigen Strängen. *D*, Darm; *M*, Muskulatur. Flemming Safranin. 900/1.

Fig. 83. *Strongylus auricularis*. *a*, Schnitt durchs Seitenfeld; *b*, Stück aus dem darauf folgenden Querschnitt; *c*, dasselbe Seitenfeld, folgender Schnitt; *d*, dasselbe Seitenfeld, vierter Schnitt; *e*, Schnitt durch die Bauchlinie mit Kern. Sublimat-Hämalaun-Eosin. 400/1.

Fig. 84. *Oxyuris vermicularis*. Seitenfeldquerschnitt. Sublimat, Gold. 600/1.

Fig. 85. *Oxyuris ambigua*. Dasselbe. *a*, im Vorderende; *b*, in der Körpermitte. Sublimat. Hämalaun-Eosin. 600/1.

Fig. 86. *Oxyuris curvula*. *a*, Dasselbe. 85/1; *b*, Mittelstück von *a*. 400/1. Sublimat, Gold.

Fig. 87. *Sclerostomum equinum*. Eine Hälfte und Mittelstück eines Seitenfeldquerschnittes. Sublimat, Hämalaun-Eosin. 200/1.

Fig. 88. *Rhabdonema nigrovenosum*. *a*, Querschnitt der Seitenlinie. Chrompikrinsäure, Hämalaun-Eosin. 400/1. *b*, Flächenbild der Seitenlinie aus einem Sagittalschnitt, ebenso. 200/1.

Fig. 89. *Nematoxys ornatus*. *a*, *b*, Querschnitte; *c*, Flächenbild aus einem Sagittalschnitt. Sublimat, Hämalaun. 400/1.

Fig. 90. *Plectus parietinus*. Stück mit Seitenfeld aus einem Querschnitt. Sublimat, Hämalaun-Eosin. 900/1.

Fig. 91. *Cucullanus elegans*. Querschnitt der Seitenlinie. Sublimat, Hämalaun-Orange. 400/1.

Fig. 92. *Heterakis vesicularis*. Dasselbe. Sublimat, Hämalaun. 400/1.

Fig. 93. *Ascaris mucronata*. Dasselbe im Rumpf. *b*, das Längsliniengewebe in einem Querschnitt durch das Kopfende. Sublimat, Hämalaun. *a* 200/1, *b* 300/1 (von verschiedenaltrigen Tieren).

Fig. 93 *a* ist der Raumersparnis halber schon auf Taf. XXVI gerückt.

Tafel XXVI.

Fig. 93 *a* siehe unter Taf. XXV.

Fig. 94. *Ascaris clavata*. Seitenfeldquerschnitt. Sublimat, Hämalaun. 300/1.

Fig. 95. *Ascaris collaris.* Dasselbe mit einem Stück Darmquerschnitt. Sublimat, Gold. 300/1.

Fig. 96. *Ascaris megalocephala.* Dasselbe. Sublimat, Hämalaun-Eosin. 300/1.

Fig. 97. *Ascaris mystax* erwachsen. *a*, Kerne der Subcuticula in der Nähe der Medianlinie, Flächenansicht. *b*, Dasselbe in der Nähe der Seitenlinie. Alkohol, Hämalaun. 400/1.

Fig. 98. *Ascaris mystax*, jüngeres Individuum. Querschnitt der Seitenlinie. Sublimat, Hämalaun-Eosin. 200/1.

Fig. 99. *Agamonema commune?* Dasselbe. 400/1.

Fig. 100*a*, *b*. *Strongylus filaria.* Dasselbe. 400/1.

Fig. 101*a*, *b*. *Strongylus nodularis.* Dasselbe. 400/1.

Fig. 102. *Pseudalius minor.* *a*, Querschnitt: Lateral-, Ventrallinie, Subventrallinien, Darm, Geschlechtsapparat. *b*, *c*, Querschnitte der Seitenfelder. Sublimat, Hämalaun. *a* 300/1; *b* und *c* 450/1.

Fig. 103*a*, *b*. *Pseudalius convolutus.* Dasselbe. 450/1.

Fig. 104. *Pseudalius tumidus.* Dasselbe. 900/1.

Fig. 105. *Filaria papillosa.* Dasselbe. Sublimat, Gold. 200/1.

Fig. 106*a*, *b*. *Strongylus striatus.* Dasselbe. Hämalaun. 600/1.

V.

Zusammenfassende und theoretische Betrachtungen.

Wir haben nun unser Programm insoweit durchgeführt, als wir an einer Reihe verschiedener Arten die Entwicklung studiert, und trotz deren relativ weiter systematischer Divergenz übereinstimmende Resultate erhalten haben, und anderseits aus der vergleichenden Betrachtung einer großen Reihe erwachsener Formen in der Lage sind, die Grundzüge der Nematodenorganisation bezüglich der Subcuticula und Seitenfelder herauszuschälen als einen einfachen, allerdings von den Verhältnissen der häufigst untersuchten Formen ein wenig abweichenden Bautypus, der sich bequem an unsre embryologischen Erfahrungen anschließt.

Das übereinstimmende Resultat des embryologischen Teiles war: »Es geht das definitive Epithel der Körperoberfläche nur aus sechs Längsreihen von Zellen hervor, die im mittleren und hinteren Teil des Dorsum gelegen sind. Eine Zellvermehrung findet dabei nicht statt. Die Zellkörper und Kerne dieser Zellen rücken in die Längslinien, besonders in die Seitenfelder« (Bd. LXXXVI, S. 51). »Subcuticula und Seitenfelder bilden zusammen die ectodermale Epidermis, die Matrix der Subcuticula. Sie bestehen aus fünf Reihen großer Zellen, deren Körper mit den Kernen in den Längslinien liegen. Während sich hinten nur in den in sich wieder symmetrisch gebauten Seitenlinien Kerne finden, und zwar je drei Reihen, kommen vorn in jeder Längslinie Kerne vor.« Bd. XCI, S. 230 und wir schlossen: »Wenn auch diese Verhältnisse zunächst für die Larve allein gelten, so will das bei den Nematoden, deren Entwicklung ohne echte Metamorphose verläuft, eine geringere Einschränkung sein, als es etwa bei Anneliden wären. So werden wir also erwarten dürfen, unter den erwachsenen Formen neben vielleicht stark umgebildeten doch auch einige zu treffen, bei denen sich der ontogenetische Grundzug des Baues noch erkennen läßt.«

Diese Erwartung hat uns nicht getäuscht.

Die voraufgehende Arbeit lehrte, daß auch das Epiderm der erwachsenen Nematoden nach demselben Grundplan gebaut ist. Es überzieht den ganzen Körper außerhalb der Muskeln und ist nur in den sog. Längslinien, besonders den Seitenfeldern, stark entwickelt, unter den Muskelfeldern (Subcuticula) dagegen mehr oder weniger, oft sehr dünn, so daß es bei kleinen Formen wohl manchmal überhaupt an dieser Stelle kaum sicher nachzuweisen ist. Die Kerne dieses Integuments liegen in den Längslinien, vorwiegend im Seitenfeld, und zwar so, daß im hinteren Körperteil (Rumpf) alle Kerne der Epidermis in den Laterallinien liegen, wo sie zu drei Längsreihen angeordnet sind, vorn dagegen Nuclei in allen vier Hauptlängslinien auftreten. Diese Epidermis bildet im Laufe des Lebens zu wiederholten Malen die Cuticula.

Wir stellen damit für alle Nematoden dasselbe Verhalten als Grundtypus hin, das Hamann 1895 usw., Nassonow 1897 für *Oxyuris flagellum*, Stewart für *Oncholaimus* und endlich Rauther 1906 für *Mermis* beschreibt und dem sie, nur auf der anatomischen Grundlage fußend, auch dieselbe Deutung gaben, ohne einer auf die andern Rücksicht zu nehmen.

Der Epidermisbau ist also im Grundprinzip genau derselbe bei den erwachsenen Nematoden, den wir den Embryo sich erwerben sahen, und dessen Entstehung wir Schritt für Schritt verfolgen konnten. Es ist so gut wie selbstverständlich, diese Übereinstimmung eben damit zu erklären, daß im postembryonalen Leben meist wesentliche Änderungen im Aufbau des Integuments nicht vorkommen.

Das Fazit der vorliegenden Studie wäre also: Nach oder während der Gastrulation differenzieren sich zu Epidermiszellen zunächst sechs Zellreihen auf dem Rücken des Embryo (im Vorderteil liegen wohl etwas abweichende Verhältnisse vor), deren einzelne Elemente großenteils ihrer zellgenealogischen Abkunft nach bekannt sind. Dabei nehmen sie an Größe recht beträchtlich zu und beginnen den übrigen Embryonalkörper zu umwachsen. Obwohl nun aus diesen sechs alsbald durch Vereinigung der beiden medialen Reihen fünf werden, bleiben doch die Kerne in sechs parallele Längsreihen geordnet. Hat dann die Umwachsung die ventrale Medianlinie erreicht, so wird durch das periphere Vordringen der vier Muskelfelder die Epidermis unter diesen zur Subcuticula verdünnt, während sie zwischen ihnen dick als Längslinien stehen bleibt. In letztere treten die Kerne, im Rumpfe alle in die Seitenlinien, vorn auch in die Bauch- und Rückenlinien (nach ganz bestimmter Norm). Hier bleiben nun die Kerne auch in der Regel das ganze Leben liegen, und diese ganze kernhaltige Epidermis regeneriert dann bei den verschiedenen Häutungen die Cuticula, in deren Bildung sie also nie ganz aufgeht.

Im Rumpf ragen die Seitenfelder durch ihre Bedeutung hervor, da sie hier allein die Träger der Epidermiskerne sind. Dieselben sind auch beim Erwachsenen noch wie beim Embryo in je drei Reihen angeordnet, von denen die obere und untere sich übereinstimmend weitergebildet haben, während die mittlere ihre besonderen Wege geht. So ist hier das Seitenfeld also in sich symmetrisch.

Die Submedianlinien sind ebenfalls Teile der Subcuticula oder besser der Epidermis, die aber bei den meisten Formen unbedeutend sind und von deren Funktion wir nichts wissen. Weil sie aber eine notwendige Folge meromyaren Muskelbaues sind, so darf man sie wohl für einen primären Bestandteil der Nematodenorganisation halten, da ja die Larven meromyar sind. Dann würden die von ihnen getrennten Muskelstreifen den beiden Muskelzellreihen der Meromyarier homolog sein.

Von den beiden Medianlinien sahen wir stets ein verschiedenes Verhalten.

Die Rückenlinie zeigt sich schon beim Embryo völlig kernlos. War auch ihre Gegend die Urheimat der gesamten Epidermis des Rumpfes, so sind doch alle Kerne hier ausgewandert und andre von innen her gerade hier nicht nachgerückt. So wurde die Rückenlinie zu einer geringen kernlosen Verdickung der Epidermis zwischen den subdorsalen Muskelfeldern, doch wissen wir, daß sie als Trägerin des dorsalen Längsnerven von großer Wichtigkeit ist. Kernlos fanden wir sie auch im Rumpf bei allen von uns darauf untersuchten erwachsenen Nematoden. Nur bei Formen, deren gesamte Subcuticula von Kernen durchsetzt ist, die aber zu den Ausnahmen gehören, finden wir auch hier Kerne, die dann oft besonders schön groß sind, so bei *Oxyuris curvula*.

Wenn wir in der Literatur Angaben finden, die schlechthin »die Längslinien« als kernhaltig ansprechen, erscheint es fraglich, wie weit der betreffende Autor mit Aufmerksamkeit diese Linien auch im Rumpfe studiert hat. Bei der Entstehung derselben ist ihre Kernhaltigkeit im Rumpfe schwer verständlich. Da wir aber schon bei den Varietäten von *Cucullanus* sahen, daß manches Unerklärliche vorkommen kann, erlauben wir uns auch hier nicht, ohne die betreffenden Formen untersucht zu haben, die Angaben der Autoren zu bestreiten, sind aber der Überzeugung, daß solches Verhalten bei Arten, die sonst kernlose Subcuticula haben, etwas gegenüber dem hier ausgeführten Verhalten im Bereich der Nematoden recht seltenes sein dürfte.

Dagegen finden wir Kerne in der Bauchlinie bei allen von uns untersuchten Nematoden. So ähnlich dieselbe sonst in mancher Beziehung der Rückenlinie ist, so verschieden war ihre Entwicklung.

Während letztere gewissermaßen mit der Epidermis gleichzeitig da war, hat sich die Bauchlinie an der Stelle der Verwachsungsnaht der Epidermiszellen gebildet, derselben Stelle, wo kurz zuvor das letzte kleinzellige Material ins Innere gedrängt war. Dasselbe bleibt hier größtenteils medioventral liegen, so daß bei dem Embryo die Bauchlinie von Anfang an kernhaltig erscheint, eben dadurch, daß nun die kleinen Zellen dieser Gegend in das zwischen die beiden subventralen Muskelfelder als Bauchlinie eindringende Gewebe zu liegen kommen. Wenn wir auch nicht ausschließen konnten, daß bei der Larve einige dieser kleinen Zellen die Cuticula berühren, so sind dieselben doch ganz andrer Herkunft als die Zellen der Seitenfelder und haben mit der Integumentbildung wohl nichts zu tun. Von den Kernen an Anus und Vulva ist hier natürlich abgesehen.

Bei diesen entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen kann es uns nicht wundernehmen, daß wir auch beim erwachsenen Wurm die Bauchlinie überall kernhaltig treffen, aber wir werden von vornherein vorziehen, diese Kerne nicht als Epidermiskerne anzusehen, einmal eben ihrer Entwicklung wegen, dann, weil sich bei gewissen großen Formen (*Oxyuris curvula* usw.) leicht für viele Zellen dieser Gegend der nervöse Charakter dartun läßt. Vor allem aber lassen uns Formen, wie die Fischascariden, die Verschiedenheit dieser Kerne von den Epidermiskernen der Seitenlinien so deutlich durch histologische Verschiedenheit (s. o.) erkennen, wie nur irgend ein Embryonalstadium. Wir können uns daher nicht entschließen, beregte Nuclei allgemein als Epidermiskerne anzusehen, im Anschluß an RAUTHERS Befund, sondern rechnen sie einstweilen zum Nerven-Sinnes-Apparat. Eine weitere Klärung hoffe ich mit Hilfe der Konstanzerscheinungen hier später bringen zu können, in einem der folgenden Aufsätze über letzteres Problem.

Die Subcuticula ist bei den meisten Nematoden im Rumpf kernlos, ganz des gleichen geweblichen Baues wie die Median-, Submedian- und die ganzen oder ein Teil der Seitenfelder, in deren Gewebe sie stets ohne eine Spur von Grenze übergeht. Wie sie kernlos wurde, oder vielmehr, daß sie gleich kernlos entstand, der kernlose Teil der in den Seitenfeldern gelegenen Zellen ist, lehrt die Entwicklungsgeschichte.

Daß sekundär aus den Seitenfeldern wieder Kerne in die Subcuticula eindringen können, lehrte der vergleichend histologische Teil. Während wir bei den großen Ascariden diesen Vorgang fast direkt verfolgen konnten, wo sehr junge Exemplare noch eine fast völlig kernfreie Subcuticula hatten, können wir es für die großen Oxyuren (*curvula* und *flagellum*) nur erschließen. Jedenfalls sehen wir diesen Zustand mit kernhaltiger Subcuticula als sekundären an, als eine Folge der erheblichen Größe der Tiere.

Diese einfachen Verhältnisse gestalten sich etwas abweichend im Schwanz und Kopf.

Im Schwanz weicht der Verlauf der Längslinien und ihre gegenseitige Lage von den Verhältnissen im Rumpf ab, dabei werden die Längslinien gewöhnlich niedriger. Setzt sich die Muskulatur bis über den After in die äußerste Schwanzspitze fort, so bleibt jedoch naturgemäß der Unterschied von Subcuticula und Längsfeldern bestehen, und die Epidermiskerne finden sich nur in letzteren. Kommt aber dadurch, daß der Körper sich über den After noch in einen langen Fortsatz nach hinten auszieht, in den nur ein kurzes Ende die letzte Muskelzelle jedes Bandes sich noch hinein erstreckt, ein typischer muskelloser Schwanz zur Ausbildung, wie bei den Oxyuren, so gelangen hier natürlich alle Längslinien zur Verschmelzung. Die ja durch die Muskulatur allein bedingte Differenz zwischen Subcuticula und Längsfeldern findet sich hier natürlich nicht, und die Kerne liegen in der gleichartigen syncytialen Epidermis.

Wichtiger sind die Abänderungen der Kernverteilung im Vorderende.

Hier dringen ja alle Längslinien tiefer in das Innere des Wurmes ein und besonders die Medianlinien nehmen dabei relativ sehr an Umfang zu. Endlich verschmelzen alle Längslinien zu einem einheitlichen, den Oesophagus umscheidenden Gewebe. Daß dies letztere gleicher Substanz wie die Seiten- usw. Felder ist, wird durchgängig angenommen, aber z. B. Goldschmidt rechnet diese wie jene zum Mesoderm. Da uns jedoch der Nachweis gelungen ist, daß die Längslinien Teile der Epidermis sind, so dürfen wir die aus ihrer Verschmelzung hervorgegangene Gewebsscheide getrost auch als ectodermal auffassen. Ich verweise hier noch auf das bei *Ascaris mucronata* S. 570 Gesagte.

Übrigens habe ich den Eindruck gewonnen, daß diese stützend ins Innere entwickelten Teile der Epidermis bei den höheren Formen, z. B. den Ascariden, eine viel mächtigere Entwicklung zeigen, als bei den Oxyuren usw.

Die Beurteilung der Kernverhältnisse der Kopfgegend wird nun schon durch die reichliche Einlagerung von zum Nervensinnesapparat gehörigen Zellen und Kernen in das epidermale Gewebe wesentlich erschwert.

Immerhin ist unschwer zu erkennen, daß hier im Vorderende in allen Hauptlängslinien, also auch den medianen, Epidermiskerne stehen.

Außerdem aber fanden wir solche z. B. bei den Ascariden auch in dem inneren, den Oesophagus umgebenden Polster. Die Kernhaltigkeit der Medianlinien (von den Nuclei der Ganglienzellen usw. ist hier abgesehen) reicht von vorn nicht weit hinter den Nervenring zurück.

Bei der Larvenentwicklung sahen wir in die Ventrallinie sechs, in die Dorsallinie sieben bis acht (*Cucullanus*) Epidermiskerne eingehen. Demgegenüber fällt die geringe Zahl mediodorsaler und medioventraler Epidermiskerne beim Erwachsenen (z. B. Fischascariden) auf. Eine große Zahl solcher (*Oxyuris curvula*, Sclerostomen) ist natürlich leicht erklärlich aus Vermehrung der embryonal in diese Gegend gelangten Nuclei. Eine Verminderung erfordert eine Erklärung, die ich noch nicht zu geben imstande bin. In zwei Richtungen wird man, glaube ich, diese zu suchen haben.

Einmal wäre denkbar, daß ein Teil der ursprünglich medianen Kerne bzw. ihrer Descendenz in die Tiefe gerückt ist und aus ihnen die sämtlichen oder doch ein Teil der Kerne der innen den Oesophagus umgebenden Scheide geworden sind.

Dann aber könnten auch einige dieser Elemente in die Bildung des Lippengewebes eingegangen sein, so daß wir vielleicht in den Kolben-, Faser- usw. Zellen einen Teil der ursprünglichen großkernigen Epidermiszellen zu sehen hätten. Da der Kernbau der erwachsenen Zelle durchaus nicht immer dem der embryonalen entspricht, so können wir aus den Verhältnissen der ersteren auf die der letzteren nicht zurückschließen. Leider ist ja unsre Kenntnis vom Baue des embryonalen Kopfendes eine so geringe, daß es nicht möglich ist, daraus zu ersehen, welche der von GOLDSCHMIDT in seiner Arbeit über die Sinnesorgane von *Ascaris* (1903) aufgestellten Zellkategorien in dem kleinkernigen Material des Vorderendes bei der jungen Larve enthalten sind, also nicht auf die großen Zellen der Epidermis sich beziehen lassen, oder welche von letzteren bereits eine von den übrigen etwas abweichende Funktion und Bau im Dienste der speziellen Verhältnisse des Vorderendes haben mögen.

Hier liegt also noch ein beträchtliches und sicher nicht ganz einfach zu bearbeitendes Feld vor, doch hoffe ich, daß auch hier mit Hilfe der Konstanzerscheinung ein wesentlicher Schritt zur Klärung sich wird tun lassen. Da ich auf letztere an anderm Orte hoffe zurückkommen zu können, unterlasse ich hier eine Analyse derselben, obwohl ich empfinde, daß auch eine völlige vergleichende Erledigung der hier aufgeworfenen Fragen das Gesamte wesentlich abrunden würde.

Wir wiederholen also nochmals hier die Grundanschauung, daß die

Epidermiskerne sich typisch nur in den Längslinien finden, die Subcuticula aber ein kernloser Teil der in jenen gelegenen Elemente ist.

Wie Rauther sehr richtig bemerkt, drängt sich hier ohne weiteres der Vergleich mit den von Blochmann und seinen Schülern bei Trematoden und Cestoden gefundenen Verhältnissen auf, wo die Matrix der Cuticula auch kernlos erscheint, da die kernhaltigen Teile ihrer Zellen zwischen der Muskulatur in die Tiefe gerückt sind. Was dort einzeln und anscheinend regellos geschieht, vollzieht sich bei den Nematoden entsprechend ihrer Eutelie in geschlossenen Reihen und gesetzmäßiger Stellung. Sonst haben die Verhältnisse letzterer in denen von Trematoden und Cestoden, wie sie Zerneke und Bettendorff schildern (1895, 1897), ihr volles Ebenbild.

Übrigens weist schon Blochmann (1896) darauf hin, daß diese Verhältnisse auch sonst im Tierreich vorkommen, so z. B. bei *Hirudo* und von Jander (1897) auch am Tricladenpharynx gefunden wurden.

Nach dieser Übersicht des typischen Verhaltens wäre noch einiges Detail zu bringen.

Der wichtigste Teil der Epidermis sind, wie wir sahen, die Seitenfelder, da in ihnen die Zellkörper der Epidermiszellen gelegen sind. Wir sahen nun schon, daß diese dort beim Embryo und der neu geborenen Larve in drei Längsreihen liegen, und daß wir auch bei sehr vielen erwachsenen Arten die Kerne in derselben Anordnung treffen. Auch auf dem Querschnitt sieht man deutlich bei den primitiven Formen »drei Zellen nebeneinander« und getrennt durch »doppelt konturierte Zellgrenzen«. Und doch können wir hier eigentlich nicht von drei Zellreihen, drei Zellen im Querschnitt, Zellgrenzen sprechen, denn in jeder Reihe sind die Zellen zu einem Syncytium zusammengeflossen. Es ist mir wenigstens auf Flächenpräparaten so wenig wie auf Längsschnitten gelungen, Zellgrenzen innerhalb der einzelnen Teile der Seitenfelder aufzufinden. Dagegen bleiben diese drei Teile unter sich meist deutlich getrennt. So können wir also sagen: das Seitenfeld besteht aus drei syncytialen Strängen, die im einfachen Fall je eine Längsreihe von Kernen einschließen.

Von diesen drei Strängen, die von ventral nach dorsal aufeinander lagern, sind der oberste und unterste stets einander völlig gleich, der mittlere dagegen, der genau unter der sehr häufig durch Flügel und andre Bildungen ausgezeichneten Seitenlinie der Cuticula liegt, geht in seiner Ausbildung einen besonderen Weg.

Schon bei unsern embryologischen Studien fanden wir Differenzen im Verhalten der Zellreihen und schon hier Gleichartigkeit der dorsalen und ventralen. So ist bei *Cucullanus* der Kern der mittleren Reihe stets hart an die äußere Oberfläche der Cuticula gedrängt, während die andern beiden meist mehr einwärts stehen, vgl. Fig. 25 u. 26, und denselben Unterschied fanden wir beim erwachsenen Parasiten wieder. Bei *Nematoxys* war es außerdem, vgl. Fig. 52—62, eine schon auf sehr jungen Stadien wahrnehmbar überragende Größe der Lateralreihennuclei, die sie vor den Kernen der paarigen Reihen auszeichnete. Auch dies Verhalten treffen wir noch bei dem geschlechtsreifen Wurm. Bei *Rhabdonema*, wo wir letztere Differenz bei der Larve in gleichem Sinne finden, ist sie beim Erwachsenen in das umgekehrte Verhältnis übergegangen.

Zeigen uns diese Beobachtungen die schon in der Embryonalentwicklung hervortretende Verschiedenheit der mittleren Zellreihe (bzw. Syncytium) von den paarigen, so spricht sich dieselbe beim erwachsenen Wurm häufig noch in mannigfacher andrer Weise aus. Eine so große Übereinstimmung aller drei Reihen wie bei *Mermis*, wo nur die Form des mittleren Teiles von der der seitlichen abweicht, ist eine Seltenheit.

Fast stets unterscheidet sich sonst der Mittelteil von den äußeren durch die Kernzahl, welche wohl immer geringer ist, als die der letzteren, meist auch durch die Kerngröße, wobei allerdings bald die eine, bald die andre Partei das Mehr leistet. So sind die Kerne der Lateralreihe (entsprechend dem obenerwähnten Verhalten mancher Larven) die größeren bei den Oxyuren, Sclerostomen, *Strongylus auricularis*, bei *Heterakis vesicularis*, *Nematoxys*, *Pseudalius tumidus*, *Filaria papillosa* u. a., während *Rhabdonema*, *Cucullanus*, Fischascariden, *Strongylus nodularis* u. a. sehr deutlich das umgekehrte Verhalten zeigen. Ferner finden sich Unterschiede in der Kernform und Struktur, wobei meist der Kern des Mittelstranges entsprechend dessen oft nur schmalem Bau eine erhebliche Streckung in der Längsrichtung des Feldes erfahren hat (Fischascariden).

Damit sind wir schon zu den beträchtlichsten Unterschieden beider Bauteile der Seitenfelder gelangt, der Form und dem Bau ihrer Plasmakörper. Von diesen gilt, daß die äußeren Teile wohl immer weit stärker entwickelt sind als der mittlere. Das fällt besonders bei den Ascariden der Warmblüter auf, doch auch bei *Sclerostoma* und andern Gattungen.

In solchen Fällen starker Entwicklung des Dorsal- und Ventralstranges und rudimentärer Ausbildung der Lateralreihe sahen wir dann auch wohl (*Sclerostoma*) die ersteren einwärts von der letzteren sich bis zur Verschmelzung berühren, so daß sie ein einheitliches Syncytium miteinander bilden, dem der Lateralstrang eingelagert ist.

Das versteht sich leicht bei der völlig gleichartigen Beschaffenheit der paarigen Stränge untereinander.

Ob diesem verschiedenartigen geweblichen Verhalten auch eine verschiedene physiologische Leistung der drei Stränge entspricht? Das scheint so. Ist es doch in der Regel der Lateralstrang, dem die Excretionsröhre eingelagert ist und der zu ihr in einer mehr oder weniger nahen Beziehung steht. Auffallend ist nur, daß ich bei *Ichthyonema globiceps* diesen mittleren Teil des Seitenfeldes oder ein Homologon nicht gefunden habe. Bei Ichthyonemen hat nun auch Jägerskiöld den gewöhnlichen Excretionsapparat vermißt. Immerhin will mir scheinen, daß die bisherigen Beobachtungen so enge Beziehungen zwischen Seitenfeld und Excretionsapparat anzunehmen kaum erlauben. Bei gründlicher Untersuchung und reichlichem Material wird man den Lateralstrang vielleicht auch hier auffinden. Prinzipiell entscheidend würde ja schon der Befund bei *sanguineum* sein, das mir nach der Literatur als die für diese Untersuchung bei weitem günstigere Form erscheinen will.

Außerdem scheint der Mittelstrang in der Regel auch für den Aufbau der Cuticula von Bedeutung zu sein, die unter ihm sehr häufig nicht nur die bekannten flügelartigen Verstärkungen (manche Ascariden, Oxyuren usw.) zeigt, sondern auch kanalartige Differenzierungen, sowie anscheinend auch solche der feineren Struktur und des Verhaltens zu den Farbstoffen (*Filaria papillosa* u. a.).

Übrigens ist die Beziehung dieser Reihe zur Cuticula auch noch darin schwankend, daß sie der letzteren bald breit anliegt (*Filaria papillosa*, Ascariden u. a.), bald sich mehr oder weniger von ihr zu emanzipieren scheint und sich so stark in das Innere des Wurmes entwickelt, daß sie wohl nur mit einer feinen Kante die Cuticula noch erreicht (*Oxyuris flagellum*).

Bei weitem den wesentlichsten Anteil am Aufbau der Cuticula nehmen wohl Dorsal- und Ventralfeld. Darin muß ich der Anschauung Goldschmidts (1903) entgegentreten, der in dem mittleren Teil allein Beziehungen zur Subcuticula erkennen will. Vielmehr finde ich, daß es gerade das Gewebe der paarigen Stränge ist, das ohne Unterschied in das der Subcuticula übergeht, wie recht häufig oben im tatsächlichen Teil erwähnt wurde. Daß auch die Mittelstränge der Cuticula breit anlagern können, sahen wir soeben, anderseits aber auch, wie gering oft ihre Beziehung zu letzterer ist. Dagegen liegen die paarigen Teile ihrerseits stets breit der Cuticula an. Somit finden wir noch dieselben Verhältnisse wie bei der Larve, wo ja auch die Subcuticula sich als

Teile der Dorsal- und Ventralreihe darstellt, vgl. Textfig. c S. 542. Aus diesem embryonalen Verhalten ist das definitive, wie wir sahen dadurch entstanden, daß die hintereinander gelegenen Zellen syncytial sich verbanden. Denken wir uns dies in Textfig. 7, Bd. LXXXVI, S. 28 ausgeführt, so wird die ganze Subcuticula des Rückens mit dem rechten und linken Dorsalstrang des Seitenfeldes ein einheitliches Syncytium darstellen.

Ein gleiches würde auf der Bauchseite nicht zustande kommen, da dieselbe ja von zwei Zellreihen gebildet ist, wenn man nicht annimmt, daß auch diese unter der Bauchlinie zu einem einheitlichen Syncytium verschmelzen. Das muß man wohl, da eine deutliche Grenzlinie medioventral nicht zu finden ist. So besteht also die Epidermis im wesentlichen aus einem dorsalen und einem ventralen Syncytium, die in den Seitenlinien durch die schmalen Lateralstränge der Seitenfelder getrennt werden.

Daß sich diese beiden Syncytien einwärts von Mittelteilen der Seitenfelder vereinigen können, so daß sie zusammen eine syncytiale Einheit bilden, wurde bereits erwähnt. Immer bleibt aber dann nahe der Cuticula der Seitenstrang ihnen, sie (wenigstens teilweise) trennend eingelagert.

Dieser Aufbau der Epidermis aus zwei (einem ventralen und einem dorsalen) in den Seitenfeldern zusammengefügten Syncytien, deren jedes aus hintereinander gereihten Zellen entstanden ist, erklärt leicht die so lange schon beschriebenen Verhältnisse der Ringelung der Cuticula. Bei sehr vielen, vielleicht allen Nematoden ist die Cuticula geringelt, d. h. genauer, sie setzt sich zusammen aus einer ventralen und einer dorsalen Folge von Halbringen (Ascariden, Oxyuren usw.). Jeder dieser Halbringe ist im allgemeinen ungefähr gleich breit, in den Seitenlinien sind nun diese beiden aus einander folgenden Ringen zusammengesetzten Hälften der Cuticula aneinander gefügt, jedoch so, daß dorsale Ringe und Ringgrenzen und ventrale ganz unregelmäßig aufeinander treffen, also sich nur durch Zufall hier und da ein ventraler und ein dorsaler Halbring zu einem ganzen Ring zusammenfügen.

In diesen Verhältnissen spiegelt sich also der von uns klargelegte Aufbau der Epidermis deutlich wieder. Man sieht auch, daß die Beteiligung der Mittelreihe an der Cuticularbildung keine erhebliche ist.

Nur bei *Rhabdonema* dürfte dies anders sein, da ich hier, ebenso wie die Halbringe untereinander abgegrenzt waren, auch unter der Lateralreihe viereckige Cuticulastücke abgegrenzt fand. Hier liegt auch der Mittelteil des Seitenfeldes der Cuticula sehr breit an.

Kurz erwähnt mag hier noch werden, daß sich Differenzierungen besonders in den paarigen Strängen finden. Die häufigste ist wohl die, daß ihr der Cuticula anliegender Teil einen dichten Bau zeigt, der dann mehr oder weniger plötzlich in locker gebautes Gewebe des inneren Teiles übergeht. Liegt im Seitenfeld nur eine Kernreihe, so ist ein Irrtum über die Deutung dieser Verhältnisse nicht gut möglich. Bei vorhandener Vielkernigkeit haben selbst geringe gewebliche Differenzen eigenartige Deutungen erfahren.

Übrigens können sich auch in den basalen Teilen locker gebaute (z. B. bei *Pseudalius* faserige) Stränge in den paarigen Teilen der Seitenfelder differenzieren.

Von diesem einfachen Bautypus zeigen nun einige Formen Abänderungen, die die paarigen Teile der Seitenfelder am bedeutendsten modifizieren.

Die wichtigste Besonderheit scheint mir in dem Auftreten von zweierlei völlig verschiedenen geweblichen Elementen in den paarigen Strängen gegeben zu sein, von denen nur die einen syncytial verschmelzend die Rolle der gewöhnlich in diesem Strange vorhandenen Gewebsteile mit deren Beziehung zu Subcuticula und Cuticula übernehmen, während die andern zellig gesondert bleiben.

Wir trafen diese letzteren, bei der Mehrzahl der Species also nicht vorhandenen Elemente, dicht aneinander gereiht bei *Rhabdonema* und wiesen dort auf ähnliche Bildungen hin, die von andern Autoren bei verschiedenen Formen gefunden wurden und von Jägerskiöld als Drüsen, von Zur Strassen als Sinneszellen gedeutet wurden. Ich möchte hier eine weitere Besprechung der Sache, als sie oben bei *Rhabdonema* steht, nicht einfügen, da mir günstige Untersuchungsobjekte fehlten und da die Sache von Jägerskiöld mit vergleichender Heranziehung vieler Literaturangaben gründlich erörtert ist. Ich entscheide mich also einstweilen für keine Partei, muß aber sagen, daß die fraglichen Zellen besonders bei *Rhabdonema* mit den Elementen des sonstigen Nerven- und Sinnesapparates der Nematoden nicht die mindeste Ähnlichkeit haben.

Was uns hier interessiert, ist folgendes. Entwicklungsgeschichtlich müssen diese Elemente als Differenzierungen der Lateralreihen angesehen werden, da sie sich beim Embryo von *Rhabdonema* und *Nematoxys*, wo vielleicht ähnlich zu deutende Verhältnisse beim Erwachsenen vorliegen, nicht besonders anlegen, also erst später sich auszubilden scheinen. Sie finden sich offenbar nur so weit als die Dorsal- und Ventralzellreihe in den Seitenfeldern liegt.

Es fällt nun auf, daß sich diese Komplikation bei sehr verschiedenen Nematoden findet, so daß es nicht wohl angängig scheint, sie als eigenartige Erwerbung einer ursprünglich einheitlichen, vom Hauptstamm abgezweigten Gruppe aufzufassen. *Rhabdonema*, meromyar mit seinem eigenartigen Entwicklungscyclus, die freilebenden polymyaren *Cylicolaimus* usw., *Anthraconema*, endlich die in so mancher Beziehung von den übrigen Nematoden divergierenden Trichotracheliden sind so verschiedenartig, daß sie sich den übrigen Formen gegenüber nicht als eine einheitliche Gruppe zusammenfassen lassen.

Somit erscheint plausibler, daß diese reichere Gliederung der Epidermis ein ursprünglicher Besitz der Nematoden gewesen sein mag, der jedoch der großen Menge der Zweige verloren gegangen ist.

Die zweite Veränderung, die an den Seitenfeldern Platz greift, sind Vorgänge der Kernvermehrung. Sie sind in den paarigen Teilen besonders ausgesprochen.

Während die Ganglienzellen, die Zellen des Oesophagus und des Enddarmes, bei manchen Species auch die Muskulatur von der Embryonalzeit ab anscheinend durchs ganze Leben unvermehrt bleiben, habe ich stets im Dorsal- und Ventralstrang der Seitenfelder erwachsener Nematoden die Kerne sehr vermehrt gefunden. Dabei bleibt jedoch häufig insoweit das embryonale Anordnungsprinzip erhalten, als die Kerne der paarigen Teile je eine, wenn auch dichte Reihe bilden. Diesen Zustand möchte ich als den ersten Grad der Kernvermehrung bezeichnen. Wir trafen ihn bei *Rhabditis teres*, *Strongylus auricularis*, *Oxyuris vermicularis*, *flagellum*, *Diesingi*, *Anchylostoma duodenale*, *Rhabdonema nigrovenosum*, *Cucullanus elegans*, *Heterakis vesicularis*, *Ascaris uranoscopi*, *ferox*, *Strongylus filaria*, *paradoxus*, *Pseudalius tumidus*, *Strongylus convolutus*, *Plectus parietinus*, *crenosoma* und *Mermis*, sowie andern Formen. Auch die Fälle der Fischascariden, wie *Ascaris clavata*, in deren Seitenfeldern die im Prinzip einreihig gestellten Kerne sich so drängen, daß manchmal zwei der großen unregelmäßigen Gebilde derselben Dorsal- oder Ventralreihe mit den einander zugewandten Enden nebeneinander zu liegen kommen, ja selbst zwei kleinere Kerne völlig auf gleicher Höhe liegen, möchte ich hierher rechnen.

Ob man dies auch noch bei der Dorsal- und Ventralkernreihe von *Pseudalius minor* und *convolutus* kann, erscheint mir etwas fraglich. Wenn hier auch in der Regel aus jeder der genannten Reihen nur ein Kern im Querschnitt erscheint, so stehen sie in ihrem Feld doch in einer sehr unregelmäßigen Reihe, und hin und wieder erscheint innen mitten zwischen beiden ein Kern, dessen Stellung eben in dem schon mehrfach erwähnten Zusammenfließen der paarigen Stränge einwärts von den Mittelsträngen seine Erklärung findet.

Diese Fälle bilden den Übergang zur Kernvermehrung zweiten Grades, bei dem die Kerne nicht mehr eine Reihe bilden, sondern gewissermaßen eine mehr oder weniger breite, aber unregelmäßige Kolonne. Übrigens weichen sie auch von dieser Anordnung insofern häufig ab, als einzelne mehr oder weniger aus der Kolonne nach innen drängen. Solche Verhältnisse treffen wir bei *Oxyuris ambigua*, Sclerostomen, *Filaria*, *Agamonema*.

Einen dritten Grad möchte ich endlich für die Formen annehmen, wo unter Ausbildung von Kernhaufen es zur höchsten Vermehrung, aber auch Verkleinerung der Nuclei und einer völligen Durchsetzung der Subcuticula mit ihnen kommt. Solche Verhältnisse zeigen *Oxyuris curvula*, *mastigodes*, *Ascaris mystax*, *lumbricoides* und *megalocephala*. Wie sich die andern Ascariden der Warmblüter verhalten, ist leider nicht genau bekannt.

Der durch die Vermehrung dritten Grades entstandene Zustand ist es besonders, der zu eigenartigen Deutungen geführt hat. Die Anschauung K. C. Schneiders, daß das kernhaltige Gewebe der Subcuticula und Seitenfelder, besonders deren paarige Teile, mesodermal und nur die faserigen Differenzierungen ectodermale Reste seien, wird noch origineller durch ihre Begründung, indem für das erste die Beziehung der Subcuticula und Seitenfelder zum Nervensystem, für das zweite die Beziehung der Fibrillen zur Cuticula sprechen sollen. Das Ganze wird ferner gestützt mit Zur Strassens Anschauung vom Untergang der Epidermiszellen bei der Bildung der Cuticula. Letztere hat sich nun nicht bestätigt. Aber auch abgesehen davon, könnten beide Argumente, scheint mir, nur im umgekehrten Sinne in Anwendung kommen. Die Stützelemente des Nervensystems pflegen meines Wissens ectodermal zu sein, und dies System findet sich nicht eben selten noch ganz dem Ectoderm eingelagert (Enteropneusten, Chaetognaten), ein Zustand, den die phylogenetische Betrachtung stets als ursprünglich vorausgesetzt hat (vgl. Cölenteraten). Nehmen wir jedoch an, daß die Epidermis bei der Bildung der larvalen Cuticula zugrunde ging, Längslinien und Subcuticula also mesodermal seien, so können alle bei späteren Häutungen erzeugten, endlich also auch die definitive Cuticula, nur dem Mesoderm ihren Ursprung danken, und Beziehungen zur Cuticula nur auf den gleichen mesodermalen Charakter hinweisen. Also zwei Argumente höchst sonderbarer Art.

Auch GOLDSCHMIDTS Ansichten können wir nicht teilen, der außer den Kernen des Mittelstranges auch nur die basal in den seitlichen Teilen nahe der Cuticula gelegenen Kerne als ectodermal ansieht, aus dem übrigen Gewebe des Dorsal- und Ventralstranges jedoch noch eine Reihe verschiedener Abteilungen macht. Schon daß die Elemente der paarigen Stränge viel enger zusammenhängen und unter sich viel ähnlicher sind als denen des Mittelteiles, macht hier stutzig. Vor allem aber ist es der Vergleich mit den verwandten Formen, der entscheidet. Ferner aber ist zu beachten, daß gerade die Versorgung der Subcuticula mit Kernen die großen Anforderungen an die Kernvermehrung stellt, die zur Ausbildung der Kernhäufchen führt, so daß wir das eine nie ohne das andre gefunden haben. Daher kann man nicht wohl die Kernhaufen und die Nuclei der Subcuticula verschiedenen Keimblättern zuweisen.

Übrigens muß man von den Epidermisverhältnissen einer neugeborenen *Ascaris*-Larve von *megalocephala* oder *lumbricoides* annehmen, daß sie denen der übrigen Nematodenlarven von gleichem Alter völlig entsprechen. Stimmt doch die Entwicklung der genannten Arten im ganzen Aufbau des Zellmosaiks Zelle für Zelle mit den von uns studierten Arten überein bis in Stadien, wie sie H. MÜLLER beobachtete, wo sich die Kerne der ursprünglich sechs, später fünf dorsalen Zellreihen mehr und mehr als je drei Längsreihen von Kernen in die Seitengegend ziehen. Diesem Verhalten der Epidermis bei der jungen *Ascaris*-Larve, das wir mit großer Wahrscheinlichkeit erschließen können, steht dann das Verhalten junger Tiere, z. B. bei *Ascaris mystax*, die sonst viel Übereinstimmung mit *megalocephala* zeigt, noch nahe, während sich erst das erwachsene Tier weiter von der ursprünglichen Kernverteilung entfernt. Auch bei den als *Agamonema* bezeichneten *Ascaris*-Larven, die sich doch vielleicht später zu à la *megalocephala* gebauten oder dieser sehr nahe stehenden Formen entwickeln, sind all die bei *megalocephala* beschriebenen Differenzierungen noch nicht zu beobachten, vielmehr stehen auch sie im Bau der neugeborenen Larve näher. So ergibt die Entwicklungsgeschichte dieselbe Reihe wie die vergleichende Anatomie.

Wir sehen also in den Kernhaufen, dem verschiedenen Aussehen dieser sich rasch vermehrenden Nuclei und der Bevölkerung der ganzen Subcuticula mit ihnen nur sekundäre Erscheinungen geringer morphologischer Bedeutung. Jedenfalls ist sie viel leichter erklärlich und weniger wichtig, als das oben geschilderte Auftreten von Drüsen- (bzw. Sinnes-) Zellen. Das erhellt schon daraus, daß die sämtlichen Grade der Kernvermehrung im Dorsal- und Ventralsyncytium innerhalb derselben wohl umschriebenen Gattung nebeneinander vorkommen (*Oxyuris*, und auch bei *Ascaris* wenigstens die Extreme: *ferox c/a lumbricoides* oder, wenn man glaubt, daß Cobbs *Ascaris bulbosa* wirklich ausgewachsen waren, alle drei Grade). Dabei erscheint die Größe von erheblichem Einfluß auf den Grad der Kernvermehrung, so daß es im wesentlichen das Bedürfnis der größeren Epidermis nach mehr Kernoberfläche zu sein scheint, das zur Vermehrung der Nuclei, ja im extremen Falle zur Verteilung derselben in der Subcuticula führt.

Allerdings richtet sich der Grad der Kernvermehrung nicht genau nach der Größe. Selbst innerhalb einer und derselben Gattung geht beides nicht ganz parallel (*Oxyuris flagellum* 1, *ambigua* 2).

Dem Grade der Kernvermehrung im dorsalen und ventralen Syncytium kommt also keine systematische Bedeutung zu.

Im Mittelstrang geht die Kernvermehrung nie über eine solche ersten Grades hinaus. Dagegen scheint es Formen zu geben, bei denen, wenn nicht alle, so doch eine Anzahl der Kerne dieses Teiles sich nach der Embryonalzeit nicht mehr vermehren. Solche Würmer sind die Oxyuren, Sclerostomen, auch wohl *Strongylus auricularis* und *Nematoxys ornatus*. Bei manchen Arten habe ich diese Verhältnisse nicht klargelegt. Die Kernvermehrung in diesem Strange liegt dagegen vor bei den meisten Polymyariern: *Cucullanus*, *Ascaris*, Lungenstrongyliden usw., doch bleibt dieselbe, wie gesagt, stets ersten Grades. Auch dann bleibt sie hinter der Kernvermehrung der paarigen Stränge zurück, meist etwa um die Hälfte oder ein Drittel.

Ausnahme hiervon machen von den mir in diesem Punkt bekannten Nematoden nur *Mermis* und, wenn man die Drüsenzellen in den paarigen Strängen nicht mitrechnet, *Rhabdonema*.

Daß die Kernvermehrung hier im Mittelteil keinen höheren Grad erreicht, erklärt sich leicht aus unsrer Beobachtung, daß die Beteiligung dieses Stranges an der Körperdeckung sehr gering ist, also auch an seine Kerne mit dem Wachstum des Körpers nicht so gewaltige Anforderungen gestellt werden. Ja man kann darauf hinweisen, daß, wo bei großen Arten *Oxyuris flagellum*, *curvula*, *mastigodes*, Sclerostomen nicht einmal eine Vermehrung ersten Grades eingetreten ist, wir die Beziehungen der Lateralreihe zur Cuticula minimal fanden. Umgekehrt scheint der sehr kernreiche Mittelstrang von *Rhabdonema* an der Cuticulabildung besonders stark beteiligt.

In der Regel lassen nun, stets wo die Vermehrung ersten Grades nicht eingetreten ist, die Kerne der Lateralstränge rechts und links deutlich symmetrische Stellung erkennen. Darauf haben wir im tatsächlichen Teil schon hingewiesen.

Da sich so die Kernverhältnisse des Mittelstranges als weit konstanter ausweisen als die der paarigen Teile des Seitenfeldes, wird ihnen eine systematische Bedeutung sich nicht wohl absprechen lassen.

Im ganzen kann man also sagen, das Resultat ist das umgekehrte von dem, was die meisten Forscher vermutet, die es mit dem Alter der Tiere entschuldigen, wenn sie in der Subcuticula keine Kerne fanden. Nein, wenn Kerne in der Subcuticula sich finden, so haben wir es mit alten Tieren zu tun, bei den Embryonen und ganz jungen Tieren fehlen sie dort, und so bleibt es bei den meisten Arten, bis auf wenige Ausnahmen, bei denen im Alter Kerne in die Subcuticula einwandern.

Moral: Es ist notwendig, sich durch Vergleich der einzelnen Species und der Entwicklung über den Grundtypus einer Gruppe genau zu informieren, ehe man versucht, die Verhältnisse einer Art auf die bei Arten aus andern Gruppen zu beziehen und aus diesen zu deuten.

Ich möchte nun nicht unterlassen, an dieser Stelle einiges über die Systematik der Nematoden zu sagen.

Sehen wir z. B. die von Hertwig in seinem Lehrbuch gebildeten Gruppen an, so finden wir hier zum Teil sehr heterogene Elemente zusammengestellt. Ich will nicht auf die Stellung der Gattung *Rhabdonema* zu den freilebenden Formen und das Verhalten dieser untereinander eingehen, sondern nur darauf hinweisen, daß in der Familie der Ascariden *Ascaris* mit *Oxyuris* vereinigt werden, in der der Strongyliden *Eustrongylus gigas* mit *Strongylus filaria*, *Sclerostomum* und *Ancylostoma*. Letztere Bildung einer Gruppe der Strongyliden, entsprechend etwa dem Schneiderschen Genus *Strongylus*, ist anscheinend noch sehr beliebt und ist es auch, wogegen ich hier in erster Linie Front machen möchte.

Ein durchgehendes Prinzip erscheint in der Hertwigschen Einteilung nicht, bald sind es Größe und Lebensweise (Anguilluliden), bald Spicula und Bursa, bald (Filariden) der gesamte äußere Habitus, der die Gruppen zusammenhalten soll.

Systematischer ging Schneider vor, der die Beschaffenheit der Muskulatur seiner Einteilung zugrunde legte und v. Linstow, der die Ausbildung der Seitenfelder als Hauptmerkmal nahm.

Gehen wir nun einmal die einzelnen Organsysteme durch, um sie auf ihre systematische Verwertbarkeit zu prüfen.

Da ist zunächst das Seitenfeld, d. h. der kernhaltige Teil der Epidermis. v. LINSTOW hat hier Formen mit breitem niedrigen, solchen mit schmalem, tief eindringenden Seitenfeld entgegengestellt. Dabei ging er von der Anschauung aus, daß das Seitenfeld bei vielen Formen an der Ernährung beteiligt sei. Wenn nun auch stets hinten im Tierkörper das Seitenfeld wesentlich flacher ist als im Vorderende, dort auch in der Regel breiter, hier schmäler, so sind doch sicher Unterschiede deutlich vorhanden, wenn man homologe Teile verschiedener Species vergleicht. Immerhin finden sich innerhalb derselben Gattung beträchtliche Unterschiede. So ist bei *Oxyuris curvula* das Seitenfeld relativ viel breiter als bei *vermicularis*, und das gleiche gilt zwischen *Ascaris mucronata* und *megalocephala*.

Wenn wir in den Seitenfeldern nur von den Muskelbändern ausgeschnittene Teile der Epidermis sehen, so ist klar, daß ihre Ausbildung von der der Muskulatur abhängen wird. Ist letztere sehr kräftig, so wird sie die Längslinien schmal zusammendrängen, dieselben werden also nur Platz haben, sich in die Tiefe auszudehnen: *Ascaris mystax, Agamonema, Pseudalius minor, Heterakis vesicularis.* Ist die Muskulatur gering entwickelt, so bleibt den kernhaltigen Epidermisteilen ein breiter Platz, und sie haben entsprechend keinen Grund, sich ins Innere einzuwulsten. Das Seitenfeld ist breit und flach (*Oxyuris curvula, Ascaris mucronata, Pseudalius tumidus*). Über den systematischen Wert der verschiedenen Muskelausbildung siehe unten.

Wie die einzelnen im feineren Bau der Seitenfelder hervortretenden Differenzen zu werten sind, haben wir bei jenen ja schon besprochen und brauchen wir hier daher nur zu rekapitulieren.

Systematisch bedeutsam erscheint das Vorkommen von Drüsenzellen im Seitenfeld, relativ unwichtig die Kernverteilung und -zahl in den paarigen Strängen, wenn sie auch in kleinsten Gruppen mit andern Merkmalen zusammen vielleicht verwertbar ist. Die Kernvermehrung der Mittelteile erscheint dagegen entschieden von Bedeutung, wenn auch vielleicht nur in mäßigem Grade.

Die Merkmale, die der Darmkanal abgibt, zu beurteilen, bin ich nicht ganz kompetent. Der Oesophagus scheint im allgemeinen bei den Nematoden recht gleichartig gebaut, und mir liegen hier selbst zuwenig vergleichende Beobachtungen vor. Immerhin will mir die Absetzung des Bulbus vom Oesophagus durch ein langes, schmächtiges Zwischenstück als recht charakteristisch und vielleicht bedeutungsvoll erscheinen.

Die Form des Mundeinganges ist wohl verschieden zu bemessen. Die Lippenbildung, die wohl mit den Sinnesorganen der Mundgegend in gewissem Grade zusammenhängt, aber auch wohl sicher als ein Hilfsapparat der Nahrungsaufnahme anzusehen ist, findet sich schon bei den niedersten Gattungen der freilebenden Nematoden. Hier und dann in vielen Gattungen der Parasiten finden sich alle Stufen der Rückbildung und Umbildung bis zum gänzlichen Schwund. Da wir die maßgebende Grundlage der verschiedenen Ausbildungsmöglichkeiten und Arten in den sechs, zu vier und zwei unter sich gleichen Sinnesorganen sehen, die Einzelheiten des Grades und der Ausbildung aber von den öcologischen Verhältnissen für abhängig halten, werden wir ihnen keine allzu hohe Bedeutung beimessen.

Dazu kommt, daß wohl nicht sicher zu sagen ist, ob die Ausgangsform der Nematoden Lippen gehabt haben mag oder nicht. Im ersteren Falle könnten wir es mit regressiven Reihen der Lippenausbildung, im letzteren mit progressiven und regressiven zu tun haben. Daß hier leicht konvergente Entwicklung vorliegen kann, geht daraus hervor, daß naturgemäß die durch ähnliche Lebensbedingungen bei verschiedenen Formen hervorgerufenen nur in der allgemeinsten Tendenz ähnlichen Umbildungen des Mundendes durch die wohl überall gleichartige Anordnung der Sinnesorgane und dreiteiligen Bau des Oesophagus ganz bestimmte Entwicklungsbahnen gedrängt werden, von denen vielleicht wenige nur möglich, eine die aus der Zusammenwirkung der genannten Einflüsse am leichtesten sich ergebende ist. Dadurch würde es dann zur konvergenten polyphyletischen Ausbildung sehr ähnlicher Lippen kommen.

Dagegen erscheint bei den wesentlich spezieller angepaßten Mundbildungen, wie z. B. *Cucullanus*, Sclerostomen, die auch den bestimmenden Einfluß des Oesophagusbaues und der Sinnespapillen nicht an der Stirn tragen, eine polyphyletische Entstehung nicht wahrscheinlich, und ihre systematische Bedeutung ist daher wohl nicht zu verkennen. Übrigens soll natürlich nicht gesagt sein, daß die gleichartige Ausbildung der Lippen nicht mit andern Merkmalen zusammen zur natürlichen Charakteristik einer Gruppe wohl beitragen kann.

Wie weit die eigenartigen Blinddarmbildungen, die JÄGERSKIÖLD von Ascariden beschrieb, allgemeiner vorkommen, kann ich nicht beurteilen. Daß sich bei *Rhabdonema*-Embryonen in der Anordnung der Mitteldarmzellreihen zum Ende des Oesophagus eine interessante Analogie findet, mag hier kurz erwähnt werden.

Beim Mitteldarm fällt auf, daß einzelne Nematoden sich aus dem Embryonalleben den einfachen Aufbau dieses Organs aus zwei Zellreihen gewahrt haben. Dies Merkmal primitiven Baues dürfte systematisch verwertbar sein.

Über den Bau des Enddarmes und seiner Hilfsapparate sind unsre vergleichenden Kenntnisse zu gering, um systematische Verwertung zu gestatten.

Daß der Geschlechtsapparat des Weibchens teilweise paarig oder unpaar entwickelt sein kann, ist ein Unterschied, der dem Einfluß der jeweiligen Lebensbedingungen ziemlich entzogen zu sein scheint, also daß man in ihm ein stabiles und systematisch brauchbares Merkmal erwarten dürfte. Dem entsprechen aber die Verhältnisse in Wirklichkeit kaum, da dieser Charakter innerhalb gut umgrenzter Gruppen zu schwanken scheint.

Das Vorhandensein eines oder zweier gleicher oder ungleicher Spicula ist, scheint mir, mit Recht stets als gutes systematisches Charakteristicum gewürdigt.

Dagegen dürfte das Vorhandensein einer Bursa beim ♂ zwar wichtig, aber doch in seiner Bedeutung häufig überschätzt sein. Ein solcher Hilfsapparat zur Begattung mag den Urnematoden geeignet haben oder nicht, jedenfalls findet er sich in sonst recht verschiedenen Gruppen, *Rhabditis*, *Sclerostoma*, *Pseudalius* zum Teil. Völlig unbedeutend erscheint es natürlich, ob die Bursa die Schwanzspitze überragt oder von ihr umschlossen wird. So kommt im Genus *Rhabditis* beides nebeneinander vor.

Im Bau der Muskulatur hat hingegen, unsrer Meinung nach mit Recht, Schneider ein wichtiges Merkmal für die Klassifizierung gesehen. In den Holomyariern hat er allerdings eine nicht existenzberechtigte Gruppe aufgestellt, wie Bütschli 1873 schon zeigte. Wohl alle dort zusammengefaßten Gattungen haben sich inzwischen als hochgradig polymyar erwiesen. Da aber der meromyare Muskelbau der aller neugeborenen Nematodenlarven zu sein scheint, wird er, als primitiv, ein brauchbares Merkmal für die Systematik abgeben. Er bedingt auch die Ausbildung von acht Längslinien, so daß also in den acht Halbfeldern der Meromyaren-Muskulatur die Grundlage für die Muskelanordnung viel höher entwickelter Formen gegeben ist. An anderm Ort wies ich darauf hin, daß man die meromyare Muskelbildung nicht durch Reduktion und daher eventuell polyphyletisch entstanden denken kann, da die Rundwürmer, bei denen sie vorkommt, fast alle frei im Darm oder völlig frei leben. Eine Reduktion der contractilen Substanz können wir nur bei eingekapselten oder in nicht stark durchströmten Organen ruhig liegenden Würmern erwarten. Hier finden wir sie auch. Es ist jene reduziert cölomyare Muskulatur, auf die im tatsächlichen Teil mehrfach hingewiesen wurde.

Demgegenüber scheint eine mehrfache selbständige Entstehung des polymyaren Muskelbaues infolge der Anforderungen des Lebens leichter vorstellbar.

Wir sehen also in »poly- oder meromyar« einen für die Systematik brauchbaren Unterschied, nicht so in »cölo- oder platymyar«, da in letzterer Beziehung zwischen den Körpergegenden desselben Individuums große Differenzen vorkommen. (Die hintersten Muskelzellen von *Ascaris mucronata* sind platymyar.)

Über die Wertung der Excretionsdrüse und ihres Baues für systematische Zwecke sind sicher wieder andre kompetenter zu urteilen als ich.

Endlich möchte ich noch auf einen Punkt hinweisen, der sich wohl heranziehen läßt.

Da ist zunächst der histologische Charakter einer Gruppe. Auf seine Bedeutung, allerdings in morphogenetischer, nicht in systematischer Hinsicht, finde ich in LANGS Trophocöltheorie hingewiesen. — Schöne Fälle von gleichartigem histologischen Charakter nahe zusammengehöriger Formen zeigt uns bei den Nematoden z. B. die Gattung *Pseudalius* mit ihren chromatinreichen Kernen ohne deutliche Nucleolen, gegenüber etwa *Cucullanus* mit seinen chromatinarmen, aber mit riesigem chromatischen Nucleolus versehenen Kernen. Diese Differenz trifft nicht nur mit Ausnahme des Nervensinnesapparates die Kerne fast aller Organsysteme beim erwachsenen Tier, sondern tritt schon beim jungen Embryo bereits während der Gastrulation deutlich hervor (vgl. Fig. 35 bis 49 [1907] mit Fig. 28—32 [1904]). Ob auch die eigenartige Kernbildung der Fischascariden bereits embryonal auftritt, habe ich leider nicht festgestellt.

Ein ähnliches Merkmal ist der stark syncytiale Charakter, der bei *Pseudalius* an manchen Organen auftritt, die sonst deutlich zellige Gliederung zeigen.

Wenn wir hiermit auch nicht glauben, große Gruppen aufstellen zu können, möchten wir doch auf den Punkt hinweisen.

Man wird vielleicht Aufbau des Systems auf Gründe, wie den histologischen Charakter usw., für unzweckmäßig halten, da er stets eine histologische, ohne Schnitte oft kaum ausführbare Untersuchung bedinge, wenn man einer Form ihre Stellung im System anweisen soll. Aber es ist eben etwas andres, das natürliche System einer Gruppe aufzusuchen, d. h. den phylogenetischen Beziehungen ihrer Artenkreise nachzuspüren, etwas andres, eine Bestimmungstabelle ausarbeiten. Und nur zu der ersteren Arbeit möchten wir hier einen kleinen Versuch beitragen, wenn derselbe auch entsprechend unsrer geringen Kenntnis des großen Artenkreises nur eine Kritik zweier kleiner Gruppen versuchen soll und ich mich der Beteiligung am positiven Aufbau des Systems nicht unterfange. (Die Arbeiten von STOSSICH waren mir leider nicht zugänglich.)

Gegen die Gruppe der Strongyliden möchte ich mich zuerst wenden. Wenn auch die Bursa sicher ein gutes Merkmal der Zusammengehörigkeit ist, so wiesen wir doch schon oben darauf hin, daß man nicht wohl alles was Bursa hat zusammenstellen kann. Aus der Gattung *Strongylus* haben schon *Sclerostoma equinum*, die, soviel ich weiß, zuerst den Gattungsnamen *Strongylus* getragen hat und wohl als Typus dieser Gattung daher anzusehen wäre, und *Anchylostoma* eine generische Abtrennung von dem Rest der Gattung erfahren. Aber auch als Familie ist die Gruppe der Strongyliden, glaube ich, nichts wert, wenigstens in ihrer jetzigen Form.

Daß SCHNEIDER die zur vorliegenden Gattung vereinigten Formen nicht gut gekannt, geht schon aus der Mischung von Mero- und Polymyariern hervor. Sehen wir die bei ihm aufgeführten Species durch, so finden wir darunter zwei Gruppen: Parasiten mit Mundkapsel, die im Darm von Warmblütern frei schmarotzen und Parasiten ohne Mundkapsel, die in Knoten des Darmes, der Lunge usw. leben und meist dünn fadenförmig gestaltet sind. Zu diesen Unterschieden kommen bei den bisher histologisch näher untersuchten Formen auf der einen Seite (*Sclerostomum equinum*, *Anchylostoma*) primitiver meromyarer Muskelbau, Cervicaldrüsen, keine oder geringe Zellvermehrung im Mittelstrang des Seitenfeldes. Auf der andern Seite (*Strongylus paradoxus*, *filaria*) hochgradige polymyare, zum Teil reduziert cölomyare Muskulatur, reichliche Kernvermehrung im Mittelstrang. Auch sind mir Beobachtungen über Cervicaldrüsen nicht bekannt.

Es handelt sich also um höchst verschiedene Formen, die unter den parasitischen Nematoden weit auseinander gerückt werden müssen. Nach der SCHNEIDERschen Beschreibung sind vermutlich *Sclerostoma*-ähnlich, also mit ihm usw. zur Familie der Sclerostomiden (wenn man nicht aus historischen Rücksichten diese Gruppe gerade Strongyliden nennen will) zu stellen: *equinus*, *armatus*, *tetracanthus*, vgl. auch die von LOOS beschriebenen Formen, *hypostomus*, *cohaerens*, *galeatus*?, *dimidiatus*, *costatus*, *trigonocephalus*, *cernuus*, *radiatus*, *criniformis*, *duodenalis*, *tubaeformis*, *monostichus*. Ob die offenbar eng zusammengehörigen *Strongylus dentatus*, *inflatus* und *venulosus* hierher zu stellen sind, ist mir zwar wahrscheinlich, aber nicht sicher.

Strongylus auricularis besitzt zwar keine Mundkapsel, ist jedoch meromyar und bezüglich des Mitteldarmes noch wesentlich primitiver als die Sclerostomen und Verwandten; diese Form möchte ich in die Familie der Rhabditiden stellen, umfaßt die Gattung *Rhabditis* doch bereits parasitische Formen.

Wie nahe nun der Rest der Formen zusammengehört, ist schwer zu sagen, da noch so viele histologisch ununtersucht sind. Daß die Lungenstrongyliden, wie *filaria*, *paradoxus* und andre gut zusammenpassen, will mir scheinen. Wie weit das Heer der sonst aus Knoten der Darmwand usw. beschriebenen Strongyliden sich ihnen anschließt, kann ich natürlich nicht beurteilen. *Strongylus nodularis* ließe sich, glaube ich, allenfalls mit *filaria* in einer Familie unterbringen, wenn auch der histologische Charakter recht different ist. Dagegen scheint mir der histologische Charakter, Gesamthabitus, Habitat, Muskelanordnung die Gattung *Pseudalius*, soweit sie überhaupt einheitlich bleiben wird, an die Seite der sich um *Strongylus filaria* gruppierenden Formen zu weisen. Ebenso könnten einer so gebildeten Familie vielleicht einzeln stehende Formen, wie *Coenosoma* usw., angeschlossen werden. Die Gründe (polymyare Muskulatur), die Schneider zur Abtrennung von *Eustrongylus* veranlaßten, verfangen insofern nicht, als sich dieser Autor in bezug auf zahlreiche *Strongylus*-Arten über die polymyare Natur getäuscht hat. Mit ihnen könnte wohl *Eustrongylus* ruhig wieder in der gleichen Familie vereinigt werden.

In zweiter Linie möchte ich über das Genus *Ascaris* einige Worte sagen. Hier ist es wieder ein eigentümlich scharf und gleichartig ausgeprägter histologischer Charakter, der Kernbau, der mit gleichartiger Struktur der Seitenfelder, gleichartigem Bau der Muskulatur und des Excretionsapparates und mit einem bereits von Schneider benutzten Merkmal dem Auftreten von Löffeln und Zwischenlippen zusammenfallend, eine Gruppe von einheitlichem Habitat (Knochenfische) charakterisiert. Da es mir jedoch bei Gruppen mit so unsicherer Systematik, wie die Nematoden es sind, praktisch scheint, möglichst große Gattungen zu erhalten, möchte ich nicht vorschlagen, diese wohl umschriebene Sippe von der Gattung *Ascaris* abzutrennen.

Interessant ist übrigens, daß *Ascaris rotundata*, die bezüglich des Excretionsorgans eine Zwischenstellung zwischen der beschriebenen Gruppe und denen um *Ascaris megalocephala* einnimmt, nach wenigen Abbildungen von Jägerskiöld auch im Bau der Seitenfelder von beiden

Gruppen verschieden, und daß diese Form ein Schmarotzer bei Selachiern ist. Auch dieser Fall würde wieder auf das Zusammengehen der phyletischen Entwicklung mancher Parasitengruppen mit ihren Wirtstieren hindeuten können.

Wenn mir nun auch scheint, daß die meromyare Muskelanordnung unter die wichtigsten Kriterien bei der Grundlegung eines Systems zu rechnen ist, so möchte ich, wie gesagt, doch keinen Versuch wagen, ein solches zu konstruieren. Abgesehen davon, daß es dazu Berufenere gibt, fehlen uns, meine ich, noch Antworten auf wichtige Fragen, ohne die das Gebäude nicht auf sicheren Grund gestellt werden kann. Dahin gehört entwicklungsgeschichtliche Studie über *Trichocephalus* usw., um zu wissen, ob diese Tiere auf denselben einfachen Grundtypus des Seitenfeldes zurückgehen, wie die meisten andern Nematoden, ferner eine weitere gründliche Bearbeitung der Drüsenfrage bei den freilebenden usw. Formen, besonders auch in der meromyaren Gattung *Rhabditis*. Endlich glaube ich, daß, wenn wir bei *Cylicolaimus* und ähnlichen außer den Drüsenzellen auch die typischen drei Stränge deutlich in Zellen gesondert sehen (vgl. ZUR STRASSEN, MARION), hier uns ein so primitiver Zustand vorliegt, daß es wünschenswert wäre, über dessen Verbreitung Näheres zu erfahren.

Rostock, im März 1909.

Literaturverzeichnis.

1. AUGSTEIN, 1894, Strongylus filaria. Arch. Naturgesch. Bd. LX. I.
2. BASTIAN, 1866, On the Anatomy and Physiology of the Nematoids. Philosoph. Transact. Bd. CLVI.
3. — 1866b, Monograph of the Anguillulidae. Transact. Linn. Soc. London.
4. BETTENDORFF, 1897, Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Zool. Jahrb. Bd. X.
5. BLOCHMANN, 1896, Die Epithelfrage der Cestoden und Trematoden. Hamburg.
6. BÜTSCHLI, 1871, Untersuchungen über die beiden Nematoden der Periplaneta. Diese Zeitschr. Bd. XXI.
7. — 1872, Beobachtungen über mehrere Parasiten. Arch. Naturgesch.
8. — 1873, Gibt es Holomyarier? Diese Zeitschr. Bd. XXIII.
9. — 1874, Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Abhandl. Senckenb. Naturf. Ges.
10. CAMERANO, 1889, Observazioni intorna alla Struttura dell' Integumento di alcuni Nemathelminthi. Atti Accad. Torino. Bd. XXIV.

11. Cobb, 1888, Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden. Jenaische Zeitschr.

12. Condorelli-Francaviglia, 1895, Ricerche Zoologiche ed Anatomico Histologiche sulla Filaria labiata. Bol. Soc. Romana. Stud. Zool. Bd. IV.

13. De Man, 1884, Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der niederländischen Fauna. Leiden.

14. Galeb, 1878, Organisation et Développement des Oxyuridés. Arch. Zool. expér. Bd. VII.

15. Garbowski, Morphogenetische Studien.

16. Goldschmidt, 1903, Histologische Untersuchungen an Nematoden I. Zool. Jahrb. Bd. XVIII.

17. — 1906, Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz. Bd. XXIX.

18. Hamann, 1891, Zur Kenntnis des Baues der Nematoden. Sitzber. preuß. Akad. Berlin.

19. — 1892, Zur Entstehung des Excretionsorganes, der Seitenlinie und der Leibeshöhle der Nematoden. Centralbl. f. Bakt. Bd. XI.

20. — 1895, Die Nemathelminthen II. Die Nematoden.

21. Jägerskiöld, 1894, Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. Zool. Jahrb. Bd. VII.

22. — 1898, Über die büschelförmigen Organe bei den Ascariden. Centralbl. f. Bakt. Bd. XXIV.

23. — 1901, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. Kongl. Svenska Vet. Acad. Handlingar. Bd. XXXV.

24. Jammes, 1890, Sur la Constitution Histologique de quelques Nematodes du Genre Ascaris. C. R. Bd. CXI.

25. — 1892, Sur la Couche Souscuticulaire des Ascarides. Ann. Sc. Nat. VII Sér. Bd. XIII.

26. — 1894, Recherches sur l'Organisation et le Développement des Nématodes. Thèse Paris.

27. Jander, 1897, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Bd. X.

28. Jehrke, 1901, Zur Kenntnis der Oxyuren des Pferdes. Jenaische Zeitschr. N. F. 28.

29. Lang, 1888, Vergleichende Anatomie der wirbellosen Tiere.

30. — 1903, Beitr. zu einer Trophocöltheorie. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXVIII.

31. v. Linstow, 1874, Über Ichthyonema sanguineum. Arch. Nat. Bd. XL.

32. — 1884, Helminthologisches. Ebenda Bd. L.

33. — 1893, Oxyuris paranoi und Cheiracanthus hispidus. Ebenda 1893.

34. — Untersuchungen an Nematoden. Arch mikrosk. Anat. Bd. XLIV.

35. — Helminthologische Beobachtungen. Ebenda Bd. LVI.

36. — Parasiten, meistens Helminthen, aus Siam. Ebenda Bd. LXII.

37. Looss, 1900, Die Sclerostomen der Pferde und Esel in Ägypten. Centralbl. f. Bakt. Bd. XXVII.

38. — 1905, The Anatomy and Life History of Anchylostoma duodenale. Dub. Rec. Egypt. Govern. School of Med. Bd. III.

39. Ludwig und Saemisch, 1895, Über Filaria loa Guyot im Auge des Menschen. Diese Zeitschr. Bd. LX.

40. Marion, 1870, Recherches Zoologiques et Anatomiques sur les Nematodes non Parasites Marins. Ann. des Sc. Nat. V Sér. Bd. XIII.
41. Martini 1906, 07, 08, Die ersten Teile dieser Arbeit in dieser Zeitschr. Bd. LXXXI, LXXXVI, XCI.
42. — 1904, Über Furchung und Gastrulation von Cucullanus elegans Zed. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.
43. — 1908, Zur Anatomie der Gattung Oxyuris und zur Systematik der Nematoden. Zool. Anz.
44. Meyer, 1896, Neue Ceylonische Nematoden aus Säugetieren. Arch. Naturgesch. Bd. LXII.
45. Nassonow, 1897, Zur Anatomie und Biologie der Nematoden. Arbeiten aus dem zoologischen Laboratorium der Warschauer Universität. Referat von Braun in Centralbl. f. Bakt. Bakt. XXV.
46. — 1897b, Sur les Organes du Système Excréteur des Ascarides etc. Zool. Anz. Bd. XX.
47. — 1900, Zur Kenntnis der phagocytären Organe der parasitischen Nematoden. Arch. mikr. Anat. Bd. LV.
48. Pader, 1901, Filariose du Ligament Suspenseur du Boulet chez le Cheval. Arch. Paras. Paris. Bd. IV.
49. Rauther, 1906, Beiträge zur Kenntnis von Mermis albicans. Zool. Jahrb. Bd. XXIII.
50. v. Rzewuski, 1887, Untersuchungen über den Bau von Strongylus paradoxus. Diss. Leipzig.
51. A. Schneider, 1866, Monographie der Nematoden.
52. K. C. Schneider, 1902, Vergleichende Histologie der Tiere.
53. Schulthess, 1882, Beiträge zur Anatomie des Anchylostoma duodenale. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII.
54. Stadelmann, 1892, Über den anatomischen Bau des Strongylus convolutus. Arch. Naturgesch.
55. Ströse, 1891, Über den feineren Bau des Strongylus micrurus. Diss. Leipzig.
56. Strubell, 1888, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Rübennematoden Heterodera Schachtii. Biblioth. Zool. Heft 2.
57. Thiesing, 1892, Beiträge zur Anatomie der Filaria sanguinis hominis. Diss. Leipzig.
58. Zernecke, 1895, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Inaug.-Diss. Rostock.
59. Zur Strassen, 1892, Bradynema rigidum. Diese Zeitschr. Bd. LIV.
60. — 1904, Anthraconema, eine neue Gattung freilebender Nematoden. Festschrift für Weissmann (Zool. Jahrb.).

Über die fibrillären Strukturen in den Muskel- und Darmzellen der Ascariden.

Von

Dr. Fr. Bílek.

(Aus dem zoologischen Institut der böhmischen Universität in Prag.)

Mit Tafel XXVII und XXVIII.

In den Zellen der Ascariden sind bekanntlich auffällige fibrilläre Strukturen vorhanden, unter welchen die Muskel- und die Darmzellen in erster Reihe zu nennen sind. Besonders das Sarcoplasma der Muskelzellen ist in dieser Hinsicht längst bekannt, und es ist kein Wunder, wenn die hier verlaufenden, reich verzweigten Fibrillen in verschiedenster Weise gedeutet wurden. Abgesehen von den Anschauungen der älteren Autoren werden die in Rede stehenden Fibrillen nach dem Vorgange APÁTHYS als »Neurofibrillen« erklärt, während dieselben laut ROHDE ausschließlich nur ein differenziertes Plasma, sog. »Spongioplasma«, vorstellen; C. SCHNEIDER bezeichnet sie als »stützende Fibrillen«, wogegen wieder GOLDSCHMIDT überzeugt ist, daß die sarcoplasmatischen Fibrillen aus dem Kern herrühren, sich um den Kern ausbreiteten, ein System chromatischer Fädchen, in Form verschiedenartig gewundener Fibrillen einen sog. »Chromidialapparat« bilden und somit ursprünglich als ein Bestandteil des Kernes, nämlich als »Chromidien« aufzufassen sind.

Die Frage der »Chromidien« erfreut sich bekanntlich in neuerer Zeit einer lebhaften Diskussion, und so wurden auch die GOLDSCHMIDTschen Untersuchungen von VEJDOVSKÝ einer Kritik unterworfen. — Von dem Standpunkt ausgehend, daß die chromatische, an den Kern gebundene Substanz nicht so einfach in die cytoplasmatischen Fibrillen übergehen kann, erklärte VEJDOVSKÝ auf Grund seiner Untersuchungen einer kleineren Art, *Ascaris ensicaudata*, die betreffenden Fibrillen normalerweise nur als »Stützfibrillen«. Es blieb also noch die Frage offen, ob seine Deutungen auch für die großen Ascaridenarten, nämlich *Ascaris lumbricoides* und *Ascaris megalocephala*, geltend gemacht werden können, für dasselbe Material nämlich, an welchem GOLDSCHMIDT seine Chromidialhypothese weiter zu befestigen suchte. — Da die fraglichen Strukturen, vornehmlich der Muskelzellen, beider genannten großen Ascaridenarten eine gründliche Nachuntersuchung benötigten, habe ich mir diese Arbeit auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. FR. VEJDOVSKÝ, zur Aufgabe gemacht und gestatte mir, dieselbe der Öffentlichkeit zu einer freundlichen Beurteilung zu übergeben.

Es stand mir zur Verfügung eine große Menge des Materiales, nicht nur von den beiden großen Arten, sondern auch von einigen kleineren Ascariden, nämlich *Ascaris canis* aus der Katze und *Ascaris semiteres* des Kibitz, so daß ich leicht die Ergebnisse meiner Beobachtungen bei einigen Arten vergleichen konnte.

Methode.

Zur Konservierung der Tiere wurden Sublimatgemische, sowie CARNOYS Flüssigkeit mit bestem Erfolg angewendet. Die großen lebenden Spulwürmer wurden in eine flache, mit Wachsboden versehene Porzellanschale gebracht, ausgespannt und mit Holzstiftchen an beiden Enden befestigt. Um das Durchdringen der Fixage zu erleichtern, wurden die Tiere der Länge nach wenig angeschnitten, mit der Lösung beschickt und 24 Stunden darin gelassen. Es war gewöhnlich konzentriertes Sublimat mit kleinem Zusatz von Kochsalz oder Eisessig oder auch Pikrinsäure. Kleine Arten wurden vor der Konservierung etwas angeschnitten und in die Flüssigkeit gelegt. Nach dem Fixieren wurden die Objekte in kleinere Stücke geschnitten, nicht ausgewaschen, sondern direkt in den 50%igen Alkohol übertragen. Es folgte der 70%ige und darauf allmählich der 96%ige Alkohol, indem vorerst durch Zusatz von Jodkali oder Jodalkohol das überschüssige Sublimat entfernt wurde. Darauf kamen die Stücke auf 24 Stunden in zwei- bis dreimal gewechselten Alcohol absolutus.

Außer den Sublimatgemischen machte ich die besten Erfahrungen mit der modifizierten Flüssigkeit CARNOYS (6 Teile Alc. absol., 3 Teile Chloroform, $^1/_2$ Teil Eisessig); vor allem war die Konservierung des Plasmas bei Anwendung dieses vorzüglichen Fixiermittels ausgezeichnet, so daß es eine klare Darstellung ermöglichte. Die Objekte wurden in der genügenden Menge der genannten Flüssigkeit $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde gelassen, und dann direkt in den Alcohol absol. übertragen, der öfters gewechselt wurde.

Das Einbetten in Paraffin wurde durch Xylol oder Chloroform in normaler Weise vorgenommen; nur möchte ich bemerken, daß es empfehlenswert ist, die aufgehellten Objekte, bevor sie in das Paraffinbad kommen, vorher einige Zeit in kalter Xylolparaffinlösung durchtränken zu lassen, weil dies sonst im heißen Zustande nur sehr schwer geschieht. Übrigens soll die ganze Einbettung nicht länger als $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde dauern. Längere Einbettung halte ich für die überaus zarten Gewebe für schädlich, da sonst leicht Schrumpfungen und Umgestaltungen in denselben verursacht werden, die später im mikroskopischen Bilde zu verschiedenen Täuschungen führen können.

Zur Färbung der Schnittserien wandte ich verschiedene Färbungsmittel an. Im allgemeinen befriedigende Resultate bekam ich mit Pikrokarmin, Brazilin, HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Als Färbungsmittel ist auch das EHRLICHsche Hämatoxylin als vorzüglich zu bezeichnen, während die gewöhnliche DELAFIELDsche Lösung mich nicht befriedigte; es zeigte sich ferner, daß die mit sauren Färbungsmitteln tingierten Schnitte die schärfsten und deutlichsten Bilder gaben. — Außerdem, wo es sich um Darstellung bestimmter Elemente handelte, wandte ich andre Methoden an. Methylenblau oder Toluidinfärbung verursachten, daß nicht nur verschiedene Strukturverhältnisse sehr scharf und klar zutage traten, sondern daß man auch bei den einzelnen Geweben eine sehr charakteristische Färbung erzielte, welche sie von andern eigentümlichen Strukturen außerordentlich scharf unterscheiden ließ.

Zur Doppelfärbung nach den obengenannten Kernfärbungen wurde Orange G, Eosin, Lichtgrün, Kongorot, Bordeaux R. mit Vorzug benutzt.

A. Beschreibender Teil.

1. Körpermuskelzellen.

Die Körpermuskulatur der Ascariden besteht bekanntlich nur aus einer Schicht der Zellen, von sehr bedeutender Größe, welche auch makroskopisch in der Form von gedehnten und seitlich abgeplatteten Längsfasern erscheinen.

Die Muskelzellen sind nach dem cölomyaren Typus (im Sinne A. SCHNEIDERS) gebaut, d. h. sie bestehen aus zwei verschiedenen Bestandteilen, und zwar: aus einer Rindenschicht, welche allein die contractile Substanz mit sich führt und in dem unteren, äußerst verjüngten Stiele der Muskelzelle zu liegen kommt, und aus dem sog. Markbeutel, der den Kern enthält, den eignen Zellkörper vorstellt und eine Fortsetzung des erwähnten schlanken Stieles bildet. Der Markbeutel besteht nur aus Sarcoplasma und sendet mindestens zwei Fortsätze aus, von denen der eine mächtig entfaltete zu einer der Medianlinien hinzieht, wo er sich mit seinem verjüngten Ende anheftet; die andern Fortsätze ragen entweder frei in die Leibeshöhle, oder sie verbinden sich mit den Querfortsätzen der benachbarten Muskelzellen. Auf dem Querschnitte zeigt die Rinde die bekannte hufeisenförmige Figur, indem die eigentlichen contractilen Elemente hier aus längsgerichteten, parallel nebeneinander verlaufenden Muskelsäulchen zusammengesetzt erscheinen, von meist rein rechteckigem Querschnitt, welche Säulchen voneinander durch einen sehr engen, mit Sarcoplasma erfüllten Zwischenraum getrennt sind.

Die Rinde erscheint stets ziemlich empfindlich für alle angewandten Farbstoffe, namentlich nach Eisenhämatoxylin werden die Muskelsäulchen, welche ihrer Länge nach einige nacheinander folgende Einschnürungen besitzen, intensiv schwarz gefärbt und treten scharf in dem umgebenden klaren Sarcoplasma hervor, welches letztere auch die Zwischenräume zwischen je zwei contractilen Platten ausfüllt.

Wie ich mich durch selbständige Beobachtung überzeugen konnte, stellt das Sarcoplasma der Muskelzellen schon im lebenden Zustand eine gallertige, hyaline Substanz, die den eigentlichen Markbeutel bildet, dar. Diese hyaline Beschaffenheit bewahrt das Sarcoplasma auch in gut konserviertem Material, indem es nach guter Fixierung mittels Pikrosublimat oder Carnoys Gemisch auch in den Schnitten völlig homogen hervortritt.

Da die Muskelzellen samt allen ihren Fortsätzen einen verhältnismäßig großen Raum einnehmen, und im Leben mit dünn gallertigem Sarcoplasma prall gefüllt sind, so ist es leicht erklärlich, daß bei dieser riesigen Plasmamenge irgendwelche Stützvorrichtungen in denselben vorhanden sein müssen, an welche bei der Muskelkontraktion nicht nur das Plasma, sondern auch der Kern geknüpft sein muß, welcher hier sonst keine fixe Stellung haben könnte. Und in den Muskelzellen der Ascariden sind wirklich wunderbar ausgeprägte Stützvorrichtungen vorhanden. Von der Peripherie des Kernes — also nicht aus dem Kern selbst — strahlen Bündel plasmatischer Fibrillen aus, welche zu den Wänden der Zelle hinziehen und sich an ihnen anheften. Diese stellenweise auch recht dicken Stützfibrillen gehen auch in alle Fortsätze des Markbeutels über, wo sie meist parallel verlaufen, hier nicht einfach verbleibend, sondern sich fortwährend in schwächere und feinere, unter sich anastomosierende Fädchen verzweigend. Auf diese Weise entsteht im Sarcoplasma ein sonderbares netzartiges Stützgerüst, in dessen Waben die gallertige plasmatische Substanz enthalten ist.

Wie schon oben bemerkt, laufen die Fibrillen von der Peripherie des Kernes radiär nach allen Seiten auseinander, stehen aber weder mit dessen Membran, noch den Kernsubstanzen in einer Beziehung, sondern sie bilden um den ganzen Kern herum ein eigentümliches Gitterkörbchen, in welchem er frei liegt.

Diesen eigentümlichen, den Kern umgebenden Fibrillenapparat hat zuerst VEJDOVSKÝ (15) in den Muskelzellen bei einer kleineren Art, bei *Ascaris ensicaudata* festgestellt und folgendermaßen dargestellt:

> »Neben dem Kern ist im Sarcoplasma der nach allen Seiten ausstrahlende Fibrillenapparat auffallend, welcher in der unmittelbaren Peripherie des Kernes seinen Ursprung hat. Hier begegnet man einem zierlichen Gitter, welches an dasjenige erinnert, welches wir bei *Fridericia* in den ersten Anfängen nach der Umbildung der Strahlenfigur erwähnt haben. Aus dem Gitterkörbchen strahlen nun im Sarkoplasma lange, zuerst dicht nebeneinander angeordnete Fäden aus, die weiter zur Peripherie fächerartig auseinanderlaufen und an der Peripherie des Sarkoplasma endigen. Starke Vergrößerungen beweisen, daß die Fibrillen haarfein und ganz glatt sind und der Varicositäten entbehren. Auch die Querschnitte der Körpermuskelzellen zeigen die allseitige Ausstrahlung des perinucleären Gitters, wie Fig. 167 veranschaulicht. Hier sieht man, daß die Fibrillen auch nach unten, zwischen den beiderseitig angeordneten contractilen Muskelplatten, gegen die Basis der Muskelzellen hinziehen ....«

Ganz analoge Strukturbilder kommen auch bei den großen Arten, *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides*, vor, in deren riesigen Muskelzellen die Stützvorrichtungen jedoch viel mächtiger entwickelt sind. Dies gilt besonders für die riesigen Muskelfasern der *Ascaris lumbricoides*, wo die Stützvorrichtungen in Form dicker, strickartiger Fibrillen verhältnismäßig den größten Umfang erreichen, wogegen dieselben bei *Ascaris megalocephala* viel feinere und zartere Strukturen aufweisen. Die beiliegenden Fig. 1, 2, 3, 13, 14 lassen diesen Unterschied zwischen den Muskelzellen beider Arten leicht erkennen, und zwar gehören Fig. 1, 3, 13 der *Ascaris megalocephala*, Fig. 2, 14 der *Ascaris lumbricoides* zu.

Zunächst verweise ich auf die in Fig. 1 abgebildete Körpermuskelzelle von *Ascaris megalocephala*.

Die Zelle ist hier quer, etwas im Anschnitt, sonst aber mit mächtig entfaltetem, zur Medianlinie hinziehendem Fortsatze getroffen.

Auch bei der angewandten schwachen Vergrößerung lassen sich hier nach der Fixierung mit Carnoy und Färbung mit Eisenhämatoxylin die im Sarcoplasma stark hervortretenden Stützfibrillen in ihrem Verlauf mit aller Deutlichkeit verfolgen. Von dem verhältnismäßig kleinen Gitterkörbchen verlaufen im Sarcoplasma zahlreiche stärkere Fibrillen (*stzf*) fächerartig nach allen Seiten hin, beiderseits Nebenzweige entsendend, und endigen gewöhnlich gabelförmig an der Wand der Zelle. Auch in den Stiel ziehen eine oder zwei der stärkeren, außer einer Anzahl schwächerer Fibrillen, hinab; alle verzweigen sich hier sehr reichlich und verursachen in demselben ein zierliches Gefüge, von dem kurze Fädchen zwischen je zwei contractilen Platten verlaufen.

Ein anschauliches Bild von dem Verlauf des Fibrillenapparates bei dieser Art zeigen auch Längsschnitte der Muskelzellen, namentlich bei größerer Dicke der Schnittserien, z. B. 15—20 μ. In Fig. 3 ist eine solche Muskelzelle mit zwei angeschnittenen Fortsätzen, in Fig. 4 nur mit einem mächtig entfalteten Fortsatze, welcher die Verbindung mit dem der Nachbarmuskelzelle vermittelt, reproduziert. Mit aller Schärfe differenzieren sich hier die von dem Gitterkörbchen in das periphere Sarcoplasma ausstrahlenden Stützfibrillen (*stzf*), welche (namentlich nach sauren Färbungsmitteln) sehr zierliche Bilder geben. Abgesehen von dem Eisenhämatoxylin sind es folgende Farben, mit denen ich nach Fixierung mit Carnoy oder Pikrosublimat vorzügliche Resultate erhielt: Ehrlichsches Hämatoxylin, nachgefärbt mit Eosin oder Orange G, Methylenblau mit Orange G, Toluidin mit Orange G oder Eosin oder Bordeaux R. In den mit Eosin nachgefärbten Toluidinpräparaten tingiert sich der Kern tief blau, während die in schwach rosa gefärbtem Plasma scharf hervortretenden Stützfibrillen eine ziegelrote Farbe annahmen. Nach Heidenhains Eisenhämatoxylin-Lichtgrün erscheinen dieselben graugrün in dem blaßgrün gefärbten Sarcoplasma, der Kern tingiert sich dann tief schwarz.

Nach allen angewandten Färbungsmitteln tingieren sich die Stützfibrillen in derselben Weise, wie das Sarcoplasma und erscheinen also als natürliche festere plasmatische Stützgebilde, die nur im Plasma selbst, als dessen Differenzierungen, zustande kommen konnten.

Den feineren Bau des Gitterkörbchens, den Verlauf und die Verzweigungsart der in Rede stehenden Fibrillen stellt Fig. 13 nach starker Vergrößerung (Leitz Hom. Imm. 1/12, Oc. 2) dar, einem Querschnitt der mittleren Partie einer Muskelzelle von *Ascaris megalocephala* entnommen. Sie ist nach einem mit Goldchloridameisensäuremethode nach Apáthy behandelten Präparat mittels eines Zeichenapparates reproduziert. Diese vergoldeten Präparate, deren Verfertigung ich der Güte des Herrn Privatdozenten Dr. Em. Mencl verdanke, bringen allerfeinste Details, namentlich was die Verzweigung der Fibrillen anbelangt, klar zutage. In der oben erwähnten Figur sehen wir den Kern sehr scharf konturiert, mit zwei Nucleolen, welche sich nach dieser Methode bläulichschwarz tingieren; nicht selten finden wir aber auch ein, zwei oder drei Kernkörperchen. Die übrige Kernsubstanz stellt eine Grundsubstanz, den sog. Kernsaft vor, in welchem ein dichtes, mit schwarzen chromatischen Körnchen begleitetes Kerngerüst sich verästelt. Das Gitterkörbchen (*gt*) erscheint hier aus mannigfaltig durchflochtenen stärkeren und schwächeren Fasern zusammengesetzt. In der Nähe des Kernes sind vorwiegend sehr zarte Fädchen dicht untereinander verfilzt und bilden den Binnenraum des Körbchens, in welchem der Kern frei liegt, während die äußeren viel stärkeren, aber in geringer Menge vorhandenen Fibrillen das eigentliche Stützgefüge des Gitters bilden, von welchem erst die eignen Stützfibrillen (*stzf*) auslaufen. Dieselben sind verschiedenartig gestaltet, je nach der Richtung, die sie verfolgen. Überall entspringen dem Gitter beiderseits stärkere Fibrillen, welche nach kurzem Verlaufe sich an der Wand des Markbeutels anheften. Sie teilen sich zwar auch in einige seitliche Ausläufer, doch ist ihre Verzweigung verhältnismäßig arm; sie dienen vorwiegend zum Aufhängen des Gitterkörbchens samt dem ganzen Fibrillenapparate an die Wand des Markbeutels. — Neben diesen seitlichen Fibrillen lassen sich in der 15 μ dicken Schnittserie besonders diejenigen Fibrillen gut verfolgen, welche sich nach unten in den Stiel begeben.

Von dem unteren Teile des Gitterkörbchens geht auf der Fig. 13 in der Mitte ein sehr dicker Zweig aus, der, im Original dunkelbraun gefärbt, seitlich zahlreiche Nebenäste entsendet, welche wieder in reichlicher Weise allerseits in feinere Fädchen auslaufen. Es entsteht in dem Stiel der Muskelzelle ein dichtes mosaikartiges Gefüge, von dem aber einzelne Fibrillen wie seitlich, so auch unten zwischen die Muskelsäulchen der contractilen Rinde sich abzweigen. Außerdem gehen auch von dem Gitter direkt mehrere feinere Fibrillen aus, welche sich beiderseits gerade zur contractilen Rinde begeben, laufen ihr eine Strecke parallel nach und entsenden in rechtem Winkel eine feine, aber ganz deutliche Fibrille, zwischen je zwei benachbarten contractilen Platten (*cr*). — In Fig. 15 sind drei Basalteile der Stiele, nebst einem Abschnitt der Subcuticula (*sct*) nach Fixieren mit Pikrosublimat und Färben mit Toluidin-Eosin veranschaulicht. Die contractile Rinde tingiert sich nach dieser Behandlung dunkelrot, während das scharf ziegelrote

Stützfibrillengeflecht in dem schwach rosa gefärbten Plasma hervortritt. Auch hier läßt sich gut ermitteln, daß einzelne, dem Flechtwerk entspringende Fibrillen (*stzf*) sich nicht nur in die seitlichen, sondern auch in die untersten Zwischenräume der contractilen Rinde (*cr*) begeben und an der Zellmembran endigen. Man kann nirgends sehen, daß auch nur eine einzige feine Fibrille von diesem Stützgerüst, auf irgendwelche Art die Zellmembran durchdringend, sich weiter in die Subcuticula fortsetze.

Wie bekannt, zeigt die letztere keine zellige Struktur, sondern stellt eine einheitliche, mit eingestreuten Kernen versehene Plasmamasse dar, in welcher ein sehr entwickeltes System von Fäserchen (*stzf*) scharf hervortritt. Diese Fäserchen, welche entweder parallel verlaufen, oder entweder ein regelloses Flechtwerk bilden, so namentlich in den Median- und Seitenlinien, welche bekanntlich nur Subcuticularwülste darstellen, — färben sich nach Toluidin oder Methylenblau tiefblau oder violett, so daß sie sich auch aus diesem Grunde von den ziegelrot nach Eosin, oder hellorange nach Orange G gefärbten Stützfibrillen der Muskelzelle scharf unterscheiden lassen. Die Subcuticularfäserchen (*sct*) bilden unter jedem Stiele der Muskelfasern eine sattelartige Pfanne, in der die Muskelzelle durch ihren Stiel eingebettet ist — sonst ist sie mit der Subcuticularschicht wesentlich in gar keiner Verbindung.

Wenden wir unsre Aufmerksamkeit der Fig. 11 zu, um uns über den Verlauf der in dem Markbeutel verlaufenden Stützfibrillen näher zu orientieren. Bei einer schwachen Vergrößerung scheint jede stärkere, vom Gitterkörbchen ausgehende Fibrille vollkommen in gerader Linie zu verlaufen und sich, in Nebenausläufer spaltend, in einen Markbeutelfortsatz hinzuziehen. Bei Anwendung starker Vergrößerungen sieht man jedoch, daß der Verlauf einer solchen Fibrille nicht in gerader, sondern eigentlich in einer leicht gebrochenen zickzackförmigen Linie sich bewegt, und zwar wegen sehr reichlicher Verzweigung der Stützfibrille in ganz feine und schwache Ästchen, die sich wieder unaufhörlich verzweigen. Je weiter von dem Hauptzweige, werden dieselben immer feiner, nur in jedem Verzweigungspunkte weisen sie eine deutliche Verdickung auf, welche übrigens auch bei den stärkeren, verästelten Fibrillen zu beobachten ist. Diese Verhältnisse zeigt Fig. 11, in welcher zwei Abschnitte der Längsfortsätze des Markbeutels im Querschnitt abgebildet sind. Die in ihm befindlichen zickzackförmigen Fibrillen (*stzf*) ziehen namentlich an den Rändern des Fortsatzes parallel eng nebeneinander, während sie in der Mitte, in einer größeren Entfernung voneinander verlaufend, in zahlreiche feine Seitenästchen auslaufen, die untereinander Anastomosen bilden.

So gestalten sich also die Verhältnisse der Stützfibrillen bei *Ascaris megalocephala*, was ihre Struktur und Anordnung anbelangt. Bei dieser größten Art der Ascariden, wie schon früher betont, sind die Muskelfasern viel kleiner z. B. als bei *Ascaris lumbricoides*; dafür kommen sie aber in weit größerer Zahl vor und weisen auch viel reichlichere und zartere Strukturen der Stützfibrillen auf, im Gegensatz zu der letztgenannten Art, welche sich in histologischer Hinsicht überhaupt durch riesige Elemente auszeichnet.

Die zwei beiliegenden, bei starker Vergrößerung die mittlere Partie des Markbeutels im Querschnitt darstellenden Fig. 13, 14, von denen Fig. 13 (Leitz Hom. Imm. 1/12, Oc. 2) der *Ascaris megalocephala*, Fig. 14 (Leitz Hom. Imm. 1/12, Oc. 4) der *Ascaris lumbricoides* gehört, lassen diesen Unterschied zwischen den beiden Arten ganz deutlich erscheinen. Im wesentlichen aber kommen, was die Struktur der Muskelzelle anbelangt, bei *Ascaris lumbricoides* dieselben Verhältnisse vor, die wir früher bei *Ascaris megalocephala* ausführlicher verfolgt hatten; unerhebliche Differenzen kommen nur in den Einzelheiten vor. — So kann man vor allem auf die Dicke der mächtigen, das Sarcoplasma durchziehenden Stützfibrillen hinweisen; dieselben lassen sich auch bei ganz schwachen Vergrößerungen, so z. B. schon bei Zeiss A oder C Oc. 1, beobachten, wie aus der Fig. 2, die einen Querschnitt solcher Muskelzelle veranschaulicht, ersichtlich ist. Wenn wir diese Figur mit derjenigen von *Ascaris megalocephala* (Fig. 1) vergleichen, so fällt es gleich auf, daß bei der letzteren aus dem verhältnismäßig spärlichen Gitterkörbchen schwächere, jedoch recht zahlreiche Stützfibrillen auslaufen, wogegen bei *Ascaris lumbricoides* gerade umgekehrte Verhältnisse vorkommen. Da sieht man von dem recht bedeutenden, den Kern umgebenden Gitterkörbchen (*gt*) sehr starke, strickartige Fibrillen (*stzf*) ausgehen und das hyaline Sarcoplasma durchziehen. Sie verzweigen sich auch hier natürlich in der früher beschriebenen Weise, jedoch nicht so zahlreich und auch nicht in so ungemein feine Ästchen, wie es bei *Ascaris megalocephala* der Fall war. — Durchmustert man vorsichtig eine Schnittserie durch eine und dieselbe Muskelfaser von *Ascaris lumbricoides*, so kann man sich leicht von dem interessanten Umstand überzeugen, daß die dichteste Verzweigung des Stützgerüstes nur an der Peripherie der Muskelzelle stattfindet, wogegen das Centrum vor und hinter dem Kern vollständig fibrillenlos erscheint (Fig. 18 *scp*) und daß bloß das perinucleäre Gitterkörbchen den mittleren Teil des völlig homogenen Sarcoplasma einnimmt. Auch bei *Ascaris megalocephala* befindet sich die dichteste Verzweigung der Stützfibrillen hauptsächlich nur an der Peripherie der Muskelzelle; doch wird hier jener centrale Teil der Zelle, der bei *Ascaris lumbricoides* völlig homogen erscheint, durch zahlreichere Stützfibrillen durchdrungen, welche letzteren beiderseits weitere untereinander anastomosierende Abzweigungen reichlich entsenden, so daß ein zierliches Wabenwerk zutage kommt. — Wir werden auf die Wichtigkeit dieser Tatsache später ausführlicher hinweisen können, namentlich in Anbetracht der Alveolartheorie Bütschlis, nach der das Sarcoplasma dieser Zellen in seiner Struktur ausschließlich nur aus Waben oder Alveolen bestehen soll.

Betrachten wir nun wieder etwas näher den feineren Bau dieses Stützapparates bei *Ascaris lumbricoides*, wie es in Fig. 14 nach Fixierung mit Pikrosublimat und Färbung mit Heidenhains Hämatoxylin-Lichtgrün, veranschaulicht wurde. Der scharf begrenzte ellipsoide Kern besteht aus einem wasserklaren hyalinen Enchylem, in welchem sich das mit schwarz sich tingierenden Körperchen besetzte Kerngerüst und zwei Nucleolen befinden. Das mächtig entwickelte Gitterkörbchen (*gt*) kommt hier in Form eines meist unregelmäßigen Polyeders vor, von dessen Ecken die starken Stützfibrillen ausgehen. Auch hier ist das Körbchen aus sehr feinen kürzeren und längeren, unter sich verflochtenen Fasern dicht verfilzt; sie sind jedoch hier ungemein zahlreich und in der Nähe des Kernes gerade so wie an der Peripherie des Gitters ganz gleich entwickelt. Diese Fasern, welche sich nach Eisenhämatoxylin und Lichtgrün wie die Stützfibrillen (*stzf*) grau tingieren, obwohl sie untereinander dicht verflochten sind, lassen doch einige kleinere rundliche Zwischenräume unter sich offen, so daß das Gitterkörbchen bei dieser Art, wie man übrigens auch bei schwachen Vergrößerungen konstatieren kann, sozusagen durchlöchert oder gefenstert erscheint. Das Ganze ist zunächst vermittels querer, starker und kurzer Stützfibrillen an die Wand des Markbeutels befestigt, während sich die einen derselben frei in den Markbeutel, die andern wieder in den Stiel nach unten begeben. Außer den starken, aus den Ecken des polyedrischen Gitterkörbchens ausgehenden Stützfibrillen werden aus seinem Fibrillengeflecht an verschiedenen Stellen noch kleinere und schwächere Faserbündel ausgesendet, die, in dünnere Fibrillen sich spaltend, mit ihren Ausläufern mit den eignen oder mit benachbarten Nebenästen in Verbindung treten. Fassen wir eine solche dicke Fibrille näher ins Auge (Fig. 12), so überzeugen wir uns bei einer starken Vergrößerung, daß dieselbe nicht aus einer homogenen Masse, sondern aus mehreren feineren, untereinander verflochtenen, zarten Elementarfibrillen gebildet sind, die bei ihrer Verzweigung in zwei Äste zerfallen, von denen jede einen selbständigen Zug bildet. Je mehr sich die starke Fibrille verästelt, desto mehr löst sie sich in ihre Elementarfibrillen auf, so daß ihre Endzweige nur als Elementarfibrillen gebildet erscheinen. — Diese Strukturen der starken Stützfibrillen lassen sich übrigens auch bei *Ascaris megalocephala* jedoch auf sehr dünnen Schnitten (1,5—2 μ) und unter sehr starken Vergrößerungen wahrnehmen, auf dickeren Schnittserien aber verschmelzen dieselben wegen ihrer Zartheit und großen Menge vollkommen untereinander, so daß eine starke Fibrille (wie z. B. auf der Fig. 11) als homogene strukturlose Faser erscheint.

Wie bei *Ascaris megalocephala* beschrieben wurde, steigen einzelne Fibrillen in den Stiel herab, verzweigen sich hier reichlich in ein zierliches Geflecht und begeben sich parallel zu der contractilen Rinde, indem sie einzelne feine, doch scharf hervortretende Fäserchen in jeden Zwischenraum zwischen die contractilen Platten (Fig. 14 *cr*) entsenden.

Die in den Markbeutel auslaufenden starken Fibrillen endigen meist an der Wand desselben, oder sie ziehen in seine Fortsätze fort, wo sie als parallele, in der ganzen Länge des Fortsatzes verlaufende Stränge verfolgt werden können. Auch hier lösen sich dieselben in schwächere Nebenzweige auf, welche sich untereinander verflechten, wie in Fig. 12 abgebildet ist.

Dieses Spaltungs- und Verzweigungsvermögen der betreffenden Fibrillen steht gewiß mit der physiologischen Funktion in engem Zusammenhange. Wie schon früher erwähnt, stellt das Sarcoplasma der Ascariden eine sehr dünn gallertige Substanz vor, die den eigentlichen Markbeutel samt allen Fortsätzen bildet. Auch auf den gut behandelten Präparaten, namentlich nach guter Fixierung, behält dasselbe seine homogene und hyaline Konsistenz, indem es als völlig homogene strukturlose Masse erscheint. An den Wänden des Markbeutels, wo die Stützfasern, sich reichlich verflechtend, ein oberflächliches deutliches Netzwerk bilden, sowie längs der stärkeren Fibrillen befindet sich jedoch ein Teil einer sichtlich verdichteten plasmatischen Substanz, welche sich auch auf den Schnitten etwas dunkler als das übrige innere klare Sarcoplasma färbt. Hier tritt die Bedeutung der so mannigfaltig und so wunderbar gestalteten Stützfibrillen in den Muskelzellen klar zutage.

Die Riesengröße der Muskelzellen der Ascariden verlangt es natürlich, daß das dünne gallertige Sarcoplasma bei Kontraktion und Dilatation eine ausgiebige Stütze habe, eventuell, damit vielleicht die festen sarcoplasmatischen

Stützfibrillen bei der Muskelkontraktion als Antagonisten funktionieren.

Es erübrigt uns noch, einzelne Bemerkungen über die Strukturverhältnisse der Muskelzellen bei zwei kleineren Ascariden hinzuzufügen. Dieselben sind, was ihren Bau und Struktur anbelangt, in gleicher Weise wie bei den großen Arten gestaltet, doch erscheinen sie wegen ihrer geringen Größe zum Studium der feineren Strukturen weniger geeignet. Trotzdem weisen sie auch hier ganz interessante Verhältnisse der Stützfibrillen auf. Fig. 5 veranschaulicht im Querschnitt vier Muskelzellen von *Ascaris semiteres* aus dem Kibitz, von denen nur die zwei kleinen, etwas angeschnittenen Zellen eines solchen entbehren. Der gerade im Zustand der Zusammenziehung der bedeutend entwickelten contractilen Rinde (*cr*) befindliche Stiel setzt sich in einen ziemlich gering entfalteten, abgeplatteten Markbeutel fort, in welchem das Stützfibrillengerüst (*stzf*) nach Eisenhämatoxylinfärbung deutlich hervortritt. Um den ziemlich großen, ovalen Kern herum befindet sich in beiden größeren Zellen ein aus mannigfaltig durchflochtenen Fasern zusammengesetztes Körbchen (*gt*), von dem zahlreiche kürzere und längere, sich verzweigende Stützfibrillen in den Stiel, sowie oben in den Markbeutel hinein radiär ausstrahlen. Über ihren Verlauf orientiert man sich auch auf der im Längsschnitt (Fig. 6) abgebildeten Muskelzelle.

Bei *Ascaris canis* herrschen, was den Verlauf und Anordnung der Stützfibrillen sowie des Gitterkörbchens anbelangt, dieselben Verhältnisse; sie sind nur in kleinerem Maßstabe, wie schon bei *Ascaris megalocephala* beschrieben wurde, zu treffen. Eine genauere Schilderung wäre also ganz überflüssig.

Bevor wir den beschreibenden Teil über die Muskelzellen der Ascariden abschließen werden, wollen wir noch in kurzen Zügen die Strukturverhältnisse der ganz jungen Muskelzellen, wie sich solche von *Ascaris megalocephala* als passendes Beispiel darbieten, erwähnen.

Diese jungen Zellen werden oft hier und da zwischen den Stielen der erwachsenen Muskelzellen angetroffen und verraten sich stets durch ihre dunklere Tinktion. Sie quellen noch zu keinem Markbeutel auf, sondern ihr sehr verdichtetes Sarcoplasma wird ringsherum (Fig. 17) mit contractiler Rindenschicht (*cr*) umschlossen. Der verhältnismäßig große Kern ist mit hyalinem Kernsaft reichlich erfüllt, in dessen Chromatingerüst drei in verschiedenen Lagen eingelagerte Nucleolen enthalten sind. Vermittels des Gitterkörbchens (*gt*) und der aus ihm entsprossenden Fibrillen wird der Kern an der Wand der Zelle zwischen den contractilen Platten der Rinde, in der Mitte des verdichteten

Sarcoplasma gehalten. Das Gitterkörbchen der jungen Muskelzellen, im Gegensatz zu den erwachsenen bei *Ascaris megalocephala*, ist sehr bedeutend entwickelt und aus verschiedenartig durchlaufenden Fibrillen zusammengesetzt; diese Fäserchen spinnen an der Peripherie des Kernes ein sehr feines, dichtes Netzwerk zusammen, dessen Binnenräume, je weiter von dem Kern, an Größe zunehmen. Von denselben zweigen sich erst einzelne stärkere kurze Fibrillen (*stzf*) ab, welche in das Sarcoplasma ausstrahlen.

Wie aus dem vorhergehenden ersichtlich, bieten diese jungen Stadien der Muskelzellen in mancher Hinsicht sehr interessante Verhältnisse dar.

Ihr stark verdichtetes Sarcoplasma wird ringsherum an der ganzen Peripherie der Zelle mit der contractilen Rinde umgeben, so daß die jungen Muskelfasern als gechlossenes, kurzes oder längeres Röhrchen, von einem polygonalen, meist aber ganz unregelmäßigen Querschnitt erscheinen. Bekanntlich wird dieser Bau meist als Charakter eines Hirudineenmuskel im Gegensatz zu den Nematodenmuskeln angegeben. Unsre Untersuchungen bringen jedoch einen Beitrag zu dem Beweis, daß eine wesentliche Unterscheidung zwischen den beiden genannten Muskeltypen nie streng durchgeführt werden kann, weil die Differenzierung des sog. Markbeutels erst sekundär erfolgte.

Anderseits erweisen sich die jungen Stadien der Muskelzellen von *Ascaris megalocephala* in ihrer Struktur sehr bedeutungsvoll für das Studium der Entwicklung eines intraplasmatischen fibrillären Gerüstes. Man kann nämlich in den erwähnten Zellen die Sache sicherstellen, daß ihr Plasma ursprünglich ungemein verdichtet und fein granuliert war, welches später durch Imbibition mehr verdünnt, infolge der Entwicklung kleiner, mit homogener Substanz erfüllten Vacuolen eine sog. Alveolarstruktur erlangt hat. In späteren Stadien differenzieren sich nun aus dem primären, fein granulierten Plasma zwischen den Wänden jener Vacuolen festere Fibrillen, besonders in der Nähe des Kernes, woselbst die Assimilationsvorgänge am regsten vor sich gehen. Auf diese Weise sind sowohl das charakteristische Gitterkörbchen, sowie die von demselben auslaufenden plasmatischen Stützfibrillen entstanden.

2. Darmepithelzellen.

Es ist nicht ganz ohne Interesse, daß ähnlich gestaltete Stützvorrichtungen, mit denen wir uns bei den Muskelzellen der Ascariden beschäftigten, auch in den cylindrischen Darmepithelzellen vorgefunden werden.

C. Schneider spricht in seinem Lehrbuche (14) bei den Darmepithelzellen von *Ascaris megalocephala* von einem deutlichen Gerüst, »das besonders basal scharf hervortritt; die einzelnen hier gleichmäßig verteilten Fäden enden an der Grenzlamelle. Im mittleren Zellbereiche liegen die Fäden vorwiegend peripher, eine Zellmembran bildend, im distalen Drittel verteilen sie sich wieder durch das ganze Sarc. . . .«

Die richtige Anordnung der Stützfibrillen ist aber erst von Vejdovský in den Darmzellen von *Ascaris ensicaudata* (15) dargestellt und an der Hand begleitender Abbildungen folgendermaßen beschrieben worden:

> »Ganz entsprechende, von der Peripherie des Kernes gegen die Pole hinziehende Fibrillenbündel trifft man auch in den hohen Darmzellen von *Asc. ensicaudata*, wie Fig. 168 (Taf. IX) veranschaulicht. Im klaren Plasma der Zellen findet man zahlreiche glänzende Nahrungströpfchen, der scharf konturierte Kern ist dem proximalen Zellpole genähert und bildet eben das Centrum, welches von einem perinucleären Fibrillenkörbchen umgeben ist. Gegen den näheren proximalen Zellrand strahlen nun die einen Fibrillenconus bildenden Fädchen aus, während sie am distalen Kernpole sich zu einem gemeinsamen Bündel zusammenfügen, um erst unweit von der Basis der Zelle wieder fächerartig auseinander zu laufen. Die Anordnung der Fibrillen ist überall dieselbe, nirgends begegnet man einer auffallenden Abweichung von dieser Regel. Die ursprüngliche allseitige Strahlung hat sich offenbar der in einer Richtung wachsenden Zellsubstanz angepaßt.«

Auf Grund meiner Präparate bin ich imstande, diesen Angaben noch einige Zusätze über die Darmzellenstrukturen auch der großen Arten *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides*, sowie der kleineren *Ascaris semiteres* hinzuzufügen. Es kommen überall wesentlich dieselben Strukturverhältnisse wie bei *Ascaris ensicaudata* vor.

Das Darmepithel von *Ascaris lumbricoides* (Fig. 8) besteht aus schmalen, hohen, cylindrischen Zellen von beinahe regelmäßiger Form, welche, dicht nebeneinander zusammengestellt, am proximalen, der Leibeshöhle zugekehrten Pole, sowie an dem distalen, dem Darmlumen zugekehrten, von einem homogenen, klaren, cuticulaähnlichen Saume (*c*) begrenzt sind. Der scharf konturierte Kern liegt immer basal in der Nähe der proximalen Grenzlamelle (*c*). Er ist rundlich oder ellipsoidisch, enthält eine oder zwei, nach Toluidinfärbung tiefblau sich färbende Nucleolen im klaren, reichlichen Kernsaft, in welchem außerdem sehr feine chromatische Körperchen zerstreut sind. Der Kern wird von einer spärlichen Fibrillenmasse umgeben, aus dem zahlreiche kürzere Fibrillen (*stzf*), in konischem Bündel geordnet, dem nahen proximalen Zellrand zustreben, während sie gegen das Darmlumen besenförmig auseinander laufen. Im dichten, fein granulierten Plasma werden oft einzelne schwarz gefärbte und ziemlich große Körnchen (*ak*) getroffen, welche in der Mitte einer mit klarer Flüssigkeit gefüllten Vacuole eingeschlossen sind. Es sind dies bei der Verdauung vorkommende Assimilationsprodukte der Darmzelle, wie solche übrigens auch bei andern Tierordnungen vorzukommen pflegen. Sie fehlen in den hinteren Partien des Darmes von *Ascaris lumbricoides* vollkommen.

Bei *Ascaris megalocephala* sind die Darmzellen im Gegensatz zur früher genannten Art viel schlanker gestaltet (Fig. 7), und auch die Kerne werden hier verhältnismäßig höher über dem proximalen Zellrand vorgefunden. Die dem Darmlumen zugewandte Cuticularschicht ist bei dieser Art nicht homogen, sondern in Form eines Stäbchen- oder Ciliarsaumes (*cs*), was durch eine Schicht senkrechter, dicht nebeneinander liegender, paralleler Fädchen, die bei der Resorption wohl eine wichtige Rolle spielen, bewerkstelligt wird. Der äußerste distale Cuticularsaum (*c*) erscheint dagegen völlig homogen. — Das homogene oder fein granulierte Plasma der Darmzellen ist hier am proximalen sowie am distalen Pole stark verdichtet (*nz*) und wird auch dunkler gefärbt. Von C. SCHNEIDER (14) wurde dieser distale Teil des Plasmas wegen seiner dichten Beschaffenheit als »nutritorische Zone« bezeichnet; ohne Zweifel steht sie zur Resorption der Nährstoffe in irgendwelcher Beziehung. Sie bildet in jeder Zelle eine kleine Kappe, die, mit den Rändern leicht verstreichend, ein wenig basalwärts in das darunterliegende klare Plasma übergreift. Die proximale, an der Basis der Zelle unterhalb des Kernes liegende Zone zeigt eine dichte Granulation, die oft zu bald kürzeren oder längeren Ballen sich verdichtet. Im Plasma der Darmzellen von *Ascaris megalocephala* ist ein den Kern umgebender Stützfibrillenapparat vorhanden; die Fibrillen sind hier jedoch nicht so haarfein und in so großer Menge in Bündel wie bei *Ascaris lumbricoides* vereinigt. Es sind hier bloß einzelne, meist spiralgewundene, stärkere Fibrillen vorhanden (*stzf*), die, in der Nähe der dunklen nutritorischen Zone ein wenig sich verzweigend, in der letzteren verschwinden. Bei starker Vergrößerung zeigt sich jede spiralförmige Stützfibrille aus sehr feinen Fasern zusammengeflochten. Oft verläuft eine einzige solche Fibrillenspirale durch die ganze Zelle und zerfällt erst in der Umgebung des Kernes in einzelne (in der Fig. 7 sind am häufigsten nur zwei getroffen) Ästchen, welche, um den Kern herumlaufend, sich unter demselben vereinigen, um von diesem Punkte wieder auseinander zu gehen.

Auch in den Darmzellen der kleinen *Ascaris semiteres* lassen sich besonders interessante Stützvorrichtungen sehr deutlich beobachten. Den großen Arten gegenüber zeichnen sich die Darmepithelzellen dieser kleinen Art durch ihre bedeutende Größe aus; sie sind hier aber in viel geringerer Zahl im Querschnitt des Darmrohres auf dessen Peripherie, als bei jenen vorhanden. Der proximale sowie distale Cuticularsaum erscheint bei dieser Art vollkommen homogen (Fig. 9 *c*). Die kappenartige nutritorische Plasmazone (*nz*) erreicht hier eine beträchtliche Höhe und zeigt im unteren Teile der Zelle eine fibrilläre, feinkörnige Beschaffenheit, während sie in ihrem obersten Rande ungemein verdichtet ist und sich sehr dunkel färbt. Der ziemlich große Kern ist vorwiegend von ellipsoider Gestalt und enthält ein einziges Kernkörperchen. Während in den Darmzellen der großen Ascaridenarten das Gitterkörbchen entweder im sehr geringen Mark (bei *Ascaris lumbricoides*) entfaltet ist, oder nur wenig zahlreiche Fäserchen wie bei *Ascaris megalocephala* enthält, ist dasselbe bei der in Rede stehenden Art sehr reich entwickelt, und in ähnlicher Weise angeordnet, wie wir schon in den Muskelzellen derselben Ascaridenart erkannt haben. Es besteht nämlich aus mannigfaltig in Waben verflochtenen Fasern, welche ein Gitterkörbchen zusammensetzen, von dem nach allen Seiten hin kürzere und längere Fibrillen auslaufend, sich an der Wand der Zelle anheften. Die längeren von diesen Stützfibrillen verzweigen sich etwas in ihrem Verlaufe, und ihre Endverzweigungen verschwinden in der oberen dunklen nutritorischen Plasmazone.

Diese Fibrillenstrukturen in den Darmzellen der Ascariden scheinen neben ihrer funktionellen Bedeutung als Stützvorrichtungen noch bei der Kontraktion des Darmes eine andre Aufgabe zu haben, und zwar sind sie ein Ersatz für die Muscularis, deren die Darmwand der Ascariden entbehrt.

B. Besprechung der Literatur.

Im vorangehenden Teile habe ich die Strukturen der Muskel- und der Darmzellen von *Ascaris*, wie ich sie in meinen nach verschiedenen Fixierungs- und Färbungsmethoden hergestellten Präparaten feststellen konnte, besprochen. Die in Rede stehenden Strukturen wurden zwar ziemlich oft ein beliebtes Objekt lebhafter Erörterungen, und es waren vor allem die Körpermuskelzellen von *Ascaris*, deren charakteristische Strukturen seit langem die Aufmerksamkeit vieler Autoren auf sich gelenkt hatten, aber von denselben meist in diametral verschiedenster Weise erklärt wurden.

In der ersten Reihe ist es das Sarcoplasma der Muskelzellen, das in seiner Struktur seit langem sich einer lebhaften Diskussion erfreut hat.

Wie bekannt, hat sich Bütschli, um die Richtigkeit seiner Alveolartheorie des Plasmas bei den Metazoen zu belegen, auch die Muskelzellenstrukturen gewählt, von denen hauptsächlich diejenigen von *Ascaris* ihm einen anschaulichen Beweis für die erwähnte Theorie zu liefern schienen. Das Sarcoplasma oder die »Marksubstanz« scheint laut den Erklärungen Bütschlis (6, 7, 8) nicht homogen zu sein, sondern es zeigt einen sehr schönen faserig-wabigen Bau, indem es aus regelmäßig nebeneinander angeordneten plasmatischen Alveolen zusammengesetzt sein soll. Die Sarcoplasmawaben setzen sich auch in die Zwischenräume der contractilen Platten fort und bilden dort zwei Wabenlagen (im optischen Durchschnitt zwei Reihen), welche in der Mittellinie aneinander stoßen; sie verbreiten sich jedoch auch außerhalb der Zwischenräume und bilden um die ganze Muskelfaser eine sog. »Alveolarschichte«. Die alveolaren Strukturverhältnisse des Plasmas in den Zwischenräumen schildert Bütschli (8) folgendermaßen:

> »In gleicher Weise zeigen aber auch die Zwischenräume *Sp* zwischen den Platten eine ganz regelmäßige Struktur. Schon oben wurde erwähnt, daß dieselben von einer ziemlich dunklen, etwas unregelmäßig knotigen Linie *m* durchzogen werden; genauere Betrachtung günstiger Stellen läßt erkennen, daß von dieser Linie feine quere Fädchen zu den benachbarten Platten *cE* ziehen und sich an diese heften. Häufig ist ganz bestimmt zu erkennen, daß die Linie *m* ziemlich regelmäßig zickzackförmig gestaltet ist, und daß von den Zacken alternierend nach beiden Seiten die erwähnten Fädchen ausgehen.
>
> Aus dieser Erfahrung folgt daher schon ziemlich sicher, daß der Zwischenraum *Sp* von wabigem Plasma gebildet wird, das, wie es scheint, ganz regelmäßig zwei Wabenreihen breit ist. Die Mittellinie *m* ist die Zusammenstoßungslinie der beiden Wabenreihen. Ihre Deutlichkeit beruht hauptsächlich auf ihrem nahezu gestreckten Verlauf; wie ich wohl bestimmt behaupten darf, da ich in neuerer Zeit vielfach künstliche Schäume untersucht habe, welche ganz entsprechende Reihen von Waben zeigten, die dann stets eine überraschend deutliche scheinbare Faser zwischen sich erkennen ließen.«

Bütschlis weitere Angaben gelangten dorthin, daß die Alveolen auf der Basis des Sarcoplasmas bzw. des Stieles, sowie in den Zwischenräumen zwischen den contractilen Platten alle eine und dieselbe Anordnung und denselben Bau aufweisen. — Doch aus dem Vergleiche der Angaben und Abbildungen Bütschlis geht es klar hervor, daß Bütschli offenbar nur die Basalteile des Sarcoplasmas berücksichtigt hatte und daß die vermutlichen Alveolen in den Zwischenräumen der contractilen Rinde, welche in zwei Reihen regelmäßig geordnet sein sollen und in der Mitte aneinander stoßen, so daß ein Bild einer scheinbaren »regelmäßig zickzackförmigen Mittellinie« entsteht, nichts andres sind, als feinste Abzweigungen des im untersten Teile des Sarcoplasmas befindlichen Stützgerüstes; von diesem Fibrillengerüst, welches im hyalinen, völlig homogenen Plasma eingelagert ist, ausgehend, dringen nämlich einzelne, sehr dünne Fibrillchen in die Zwischenräume der contractilen Rinde ein, entsenden hier noch einige allerfeinste laterale Abzweigungen zu den benachbarten contractilen Platten und können auf diese Weise ein ähnliches Bild hervorrufen, welches wir in den Abbildungen BÜTSCHLIS reproduziert erblicken. Ich konnte nämlich jene vermutlichen Alveolen BÜTSCHLIS bzw. unsre Fibrillenwaben in so ausgesprochen regelmäßiger Anordnung und Begrenzung nie auffinden, wie es in BÜTSCHLIS Abbildungen gewiß etwas zu schematisiert veranschaulicht ist. Jene Fibrillenwaben weisen in der Wirklichkeit eine unregelmäßige Gestalt auf, immer nachdem sie aus kürzeren oder längeren Fädchen zusammengestellt sind, so daß auch jene »Mittellinie« nie so regelmäßig zickzackförmig erscheinen kann.

Ich glaube also, es könnte nun jener Satz BÜTSCHLIS, daß die Zwischenräume aus zwei Wabenreihen gebildet werden, »welche in der Mitte aneinanderstoßend, ein Bild von scheinbarer Faser zwischen sich erkennen lassen« anders modifiziert werden, nämlich so, daß nicht die »Mittellinie« durch das Zusammenstoßen von zwei Wabenreihen hervorgerufen wird, sondern sie stellt eine wirkliche verkörperte Zwischenfibrille vor, die von dem Stützgerüste des Stieles zwischen die contractilen Platten der Rinde hinzieht.

Ferner ist mir unerklärlich, daß BÜTSCHLI sowohl das charakteristische perinucleäre Gitterkörbchen, von welchem eben die Stützfibrillen in das Sarcoplasma auslaufen, als auch jenen homogenen Teil des Sarcoplasma (Fig. 18 *scp*) übersehen konnte, welcher von dem Stützfibrillengeflechte (*stzf*) völlig frei ist. Offenbar hat BÜTSCHLI nicht eine Schnittserie durch eine und dieselbe Muskelfaser nacheinander untersucht, sonst würde er sich gewiß überzeugt haben, daß jenes Fibrillengerüst gerade bei *Ascaris lumbricoides* nur an der Peripherie der Zelle, vor und hinter dem Kern sich befindet, wogegen das Centrum (*scp*) fibrillenlos und ganz homogen erscheint, und daß bloß das perinucleäre Gitterkörbchen den mittleren Teil des völlig homogenen Sarcoplasmas einnimmt.

Aus den Resultaten meiner Untersuchungen geht hervor, daß bei *Ascaris lumbricoides*, sowie bei *Ascaris megalocephala* die dichteste

Verzweigung der Stützfibrillen hauptsächlich nur an der Peripherie der Muskelzellen stattfindet; bei *Ascaris megalocephala* jedoch wird jenes Lumen der Zelle, das bei *Ascaris lumbricoides* völlig homogen erscheint, durch zahlreichere Stützfibrillen durchdrungen, welch letztere, beiderseits weitere untereinander anastomosierende Abzweigungen entsendend, auf diese Weise ein zierliches Wabenwerk bilden, das man nach Bütschlis Theorie für Alveolarstrukturen erklären würde; es ist aber bloß das in Fibrillenform erstarrte Plasma, welches das eigne, hyaline und völlig homogene Sarcoplasma durchflicht.

Kurzum, wir können nicht nur in den Muskelzellen der beiden obengenannten, sondern bei allen Arten der Ascariden keine Alveolarstrukturen konstatieren, sondern das, was nach der Darstellung Bütschlis im Markbeutel, sowie zwischen den contractilen Platten für Alveolen erklärt wird, sind die allerfeinsten Endverzweigungen des fibrillären Gerüstes, welches ebenfalls im Markbeutel sowie in dem Stiele und in den Zwischenräumen der Rinde zu treffen ist.

Nach der Auffassung Vejdovskýs (15) ließe sich die Entstehung des intraplasmatischen fibrillären Gerüstes als feine, infolge der fermentativen Tätigkeit des Centriols erstarrte Plasmaströme, in denjenigen Gewebszellen als wahrscheinlich annehmen, wo die Fibrillen in bestimmter Anordnung verteilt sind, sich auf die nächste Umgebung des Kernes konzentrieren und von hier in den gegebenen Richtungen nach der Peripherie der Zelle ausstrahlen. — Inwiefern sich diese Annahme Vejdovskýs auch bei den Muskelzellen der Ascariden bestätigen läßt, müssen die Untersuchungen von jüngeren Entwicklungsstadien der Ascariden, welche mir leider nicht zur Verfügung standen, entscheiden.

Ich konnte aber bei den Entwicklungsstadien der Muskelzellen, welche ich bei 4 cm langen *Ascaris megalocephala* zahlreich gefunden habe, die Sache sicherstellen, daß in solchen Stadien das Plasma ursprünglich ungemein verdichtet und feingranuliert war. In ein wenig älteren Muskelzellen erscheinen in diesem Plasma kleine, mit homogener Substanz erfüllte Vacuolen, welche, zahlreich vorhanden und dicht aneinander gedrängt, die Alveolarstruktur vortäuschen. Es zeigt sich also, daß diese Vacuolisation des Plasmas nicht einen primären, sondern einen sekundären Charakter an sich trägt; doch ist auch von einer solch regelmäßigen Anordnung der sog. Alveolen, welche Bütschli für seine Alveolartheorie fordert, nichts zu finden. — Zwischen den mit homogenem Plasma erfüllten Vacuolen differenzieren sich dann aus dem primären feingranulierten Plasma festere Fibrillen, besonders in der Nähe des Kernes, woselbst die Assimilationsvorgänge am regsten vor sich gehen. Auf diese Weise sind das charakteristische perinucleäre Gitterkörbchen und die aus dessen Peripherie auslaufenden Stützfibrillen entstanden,

Aus dem Vorhergehenden geht hervor, daß in den Muskelzellen der Ascariden, sowie auch anderer Tiergruppen nur das im homogenen Plasma reich verzweigte Gerüst das Wesentliche des Sarcoplasmas vorstellt.

Apáthy hat sich bekanntlich seit langem mit der Histologie von *Ascaris* und namentlich mit den Muskelzellen derselben sehr ausführlich beschäftigt, und ist dabei zu meist abweichenden Resultaten gelangt. Bei seinen Studien bediente er sich hauptsächlich der von ihm erfundenen Goldchloridameisensäuremethode, und zwar nach vorhergehender Maceration des Materials, oder nach der Fixierung mit heißen Salz-Sublimatmischungen. DieserUmstand, sowie derjenige, daß Apáthy seine Beobachtungen ausschließlich nur auf eine einzige Art, nämlich die *Ascaris lumbricoides*, beschränkte, war die Ursache, daß Apáthys Erwägungen manchmal einseitig ausgegangen sind, wie es hauptsächlich bei den Muskelzellen der letztgenannten Art der Fall ist.

Die Deutung Apáthys der Sarcoplasmastruktur entspricht der von Bütschli, nur mit der Modifikation, daß nach Apáthy (1) das Mark »in einem und demselben Tier, meist in den verschiedenen Körpergegenden, aber auch an demselben Schnitt in zweierlei Weise erscheinen« kann.

> »Einmal erscheint das Mark als ein deutliches, feines Wabenwerk, dessen Maschen gegen die Peripherie zu, an Feinheit im allgemeinen zunehmen. Die Wabenlumina sind von einer sehr wenig tingierten, nicht gekörnten, hyalinen Masse erfüllt. — Ein anderes Mal erscheint der ganze Markraum auf den ersten Blick vollkommen erfüllt von einer Menge verschieden großer Körnchen, welche rosarot gefärbt sind, und das Licht ziemlich schwach brechen. .... Zwischen den beiden Zuständen kommen allerlei Übergänge vor.«

Diese zweifachen Strukturverhältnisse des Sarcoplasma hält Apáthy für verschiedene Funktionszustände desselben, und zwar »um so mehr, da auch den einzelligen Drüsen der verschiedensten Wirbellosen zwei Funktionszustände, nämlich der tätige (unentleerte) und der ruhende (entleerte, regenerierende) Zustand sich in derselben Weise morphologisch unterscheiden«.

Bei diesen letzterwähnten Zellen können sich wohl nach den Ausscheidungsprozessen die Strukturverhältnisse des Plasma mit verändern, da aber in den riesigen, immer prallgefüllten Muskelzellen von *Ascaris* *lumbricoides* von irgendwelchem secretorischen Vermögen keine Rede sein kann, so glaube ich, daß die beschriebenen zwei Strukturarten nur durch verschieden vorgeschrittene Fixierung verursacht werden konnten. Schon früher wurde es nachgewiesen, und Apáthys (1, 2) Abbildungen liefern einen Beweis dazu, daß es sich in beiden Fällen nur um die durch ungünstige Fixierung hervorgerufenen Kunstprodukte handelt; ich kenne es selber aus eigner Erfahrung, wie leicht es geschieht, daß das ursprünglich hyaline, homogene Plasma solche Umgestaltungen erleidet. Es sind nämlich die säurehaltigen Fixiermittel, nach welchen bei einer nicht genügend vorsichtigen Behandlung das Plasma stark vacuolisiert wird, so daß es im mikroskopischen Bilde die schönsten Wabenstrukturen aufweist. Anderseits kann es wieder die allzu rasche Entwässerung durch starke Alkohole verursachen, daß sich das Plasma zu kleineren oder größeren Tröpfchen zusammenzieht, so daß es wieder auf den Präparaten in fein granuliertem Zustand erscheint.

Nur die Stützfibrillen als festere plasmatische Gebilde trotzen auch hier den störenden Einflüssen der Fixierungsflüssigkeit und bleiben deshalb in ihren einzelnen stärkeren Ästen erhalten, doch lassen sie ihre feinere Struktur sehr wenig erkennen. Sie erscheinen als einzelne geschlängelte, dickere Fibrillen, welche sich sehr weit im vacuolisierten Sarcoplasma erstrecken.

Wohl hat schon Apáthy in seinen Goldpräparaten den Verlauf der Stützfibrillen gewiß mit aller Schärfe beobachtet, die Fibrillen selbst jedoch auf eine sehr eigentümliche Weise gedeutet. Von dem Standpunkt ausgehend, daß einer der Markbeutelfortsätze sich zu einer die Nervenfaser enthaltenden Medianlinien hinzieht, erklärt Apáthy (1, 2) die im Sarcoplasma differenzierten Fibrillen für Neurofibrillen, welche, von der Medianlinie ausgehend, in die Markbeutelfortsätze hineindringen, in dem Marke hinziehen und, Ausläufer in die Zwischenräume der contractilen Platten entsendend, ihren Weg in die Subcuticula fortsetzen (2).

> Es sind[1] »die leitenden Primitivfibrillen, welche — meist durch Vermittlung der sogenannten Markbeutelfortsätze oder Muskelquerfortsätze — in die Muskelfaser eintreten. ... Ein Teil derselben bleibt in der Muskelfaser, indem sie sich in dem Zwischenraum zwischen je zwei contractilen Leisten, wohin sie in radiärer Richtung einzeln eindringen, umbiegen, und dort eine longitudinale Richtung annehmen, in welcher sie als je eine scharfe Linie, nicht aber als ein Filzwerk feiner Spongioplasmafäserchen — oft weit zu verfolgen sind. ... Der andre Teil der Primitivfibrillen setzt die Rinde der Muskelfaser in radiärer Richtung, ebenfalls einzeln, zwischen je zwei contractilen Leisten, durch, und tritt in die Subcuticula ein. ....

---

[1] S. 887—889.

> Nun kann von den Primitivfibrillen, die in ein und dasselbe Bündel vereinigt in die Muskelfaser eintreten, derjenige Teil, welcher in der Muskelfaser verbleibt, oder aus ihr wenigstens nicht nachweisbar heraustritt, als motorisch aufgefaßt werden; derjenige Teil dagegen, welcher durch die Rinde in die Subcuticularschicht heraustritt, ist wahrscheinlich als sensorisch zu betrachten. Eigentümlich ist es, aber es ist eben so, daß die sensorischen Fibrillen ihren Weg von der Subcuticula in die betreffende Medianlinie, wo sie zum Nervencentrum geleitet werden, oder auch direkt zum Schlundring, falls sie nicht bereits früher ihr Ziel in Ganglienzellen der Medianlinie selbst erreichen, — durch die Muskelfaser nehmen, und nicht den Zwischenraum zwischen je zwei Muskelfasern dazu benutzen. « —

Sollten sich diese Angaben Apáthys als richtig erweisen, so wäre wirklich in den Muskelzellen der Ascariden, was die Innervationsverhältnisse anbelangt, ein histologisches Unikum vorhanden, denn nach unsrer heutigen Kenntnis befinden sich die motorischen Nervenendigungen nicht innerhalb der Zellen, sondern immer zwischen denselben und auf ihrer äußeren Oberfläche. Bis heute fehlt aber jede Bestätigung seiner Angaben. — Die ganze Darstellung Apáthys läßt es aber ganz deutlich erkennen, daß er in seinen Goldpräparaten mit denselben Elementen zu tun hatte, welche wir als »Stützfibrillen« bezeichnet hatten. Dieselben werden wohl als feste plasmatische Gebilde durch jede Färbungsmethode, so namentlich nach Vergoldung, gewiß ungemein intensiv tingiert, so daß sie im klaren Sarcoplasma durch ihre bedeutende Stärke scharf hervortreten und in ihrem Verlauf und Gestalt an die Neurofibrillen erinnern. Bei der Erörterung seiner »leitenden Primitivfibrillen« legt ja Apáthy großes Gewicht hauptsächlich darauf, daß sie gerade so aussehen, wie die von ihm bei Hirudineen, Chätopoden, Crustaceen usw. für nervös betrachteten Elemente. Dazu schien ihm noch der Umstand von hoher Bedeutung, daß einer der Markbeutelfortsätze zu einer Medianlinie hinzieht, sich derselben anschmiegt und daß die in Rede stehenden Fibrillen in diesem verjüngten Ende zusammenlaufen. Da auch die Medianlinie ähnliche Fibrillensysteme enthält, welche sich nach der Vergoldung ähnlich wie die Stützfibrillen des Markbeutelfortsatzes tingierten, schien es Apáthy ganz einfach zu sein, daß die von ihm für nervös betrachteten Medianlinienfibrillen direkt in das Innere des Fortsatzes eindringen und in dieser Weise die Innervation der Muskelzelle vorstellen; leider hat Apáthy seinen dieses Thema behandelnden ausführlichen Arbeiten zur Bestätigung seiner Ansicht keine einzige Abbildung hinzugefügt.

Anderseits ist es sehr eigentümlich, daß das charakteristische, den Kern umgebende Fibrillenkörbchen der Beobachtung des genannten scharfsinnigen Forschers in seinen Präparaten vollständig entging. Es ist dies um so mehr unbegreiflich, da das Körbchen gerade in den Muskelzellen von *Ascaris lumbricoides* ungemein mächtig entwickelt ist, so daß es sogar bei schwacher Vergrößerung samt den von ihm ausgehenden Fibrillen gleich ins Auge fällt. Es geschieht freilich wegen der ungemein großen Länge der Muskelzelle, daß manchmal in vielen nacheinander folgenden Schnitten im ganzen Umfange des Querschnittes kein einziger Kern samt seinem Gitterkörbchen angetroffen wird, da merkwürdigerweise die Kerne überwiegend in einer bestimmten, auf die Längsachse des Tieres geführten Ebene angeordnet sind. Auch auf solchen kernlosen Schnitten treten die die ganze Muskelzelle durchziehenden Stützfibrillen, welche namentlich in den engen Fortsätzen dichter angeordnet sind (Fig. 11, 12) klar zutage. Diese Stützfibrillen, welche als resistente plasmatische Stränge nach Goldchloridbehandlung stark vergoldet werden und deshalb eine dunklere Farbe annehmen, sind von Apáthy als »leitende Primitivfibrillen« gedeutet worden, wie aus ihrem Verlauf und aus Apáthys ganzer Schilderung zweifellos zu erkennen ist. Dasselbe gilt auch für den untersten, verjüngten Teil der Muskelfaser, nämlich den die contractile Rinde enthaltenden Stiel, wo auch der Verfasser (1) »stärker tingierte, resistentere Fibrillen« beschreibt, »welche in günstigen Fällen und an geeigneten Stellen .... ziemlich genau in ihre Verästelungen und Verbindungen zu verfolgen sind. Sie durchsetzen das Lumen des Markbeutels in verschiedener Richtung, laufen in der peripheren Plasmazone dem contractilen Teile der Muskelwand zu, wo sie sich meist umbiegen und eine Längsrichtung annehmen, nicht selten aber in Querrichtung, mit der contractilen Muskelwand parallel, weiter gehen. —

.... Die feinen Endästchen dieser Fibrillen oder ihrer seitlichen Zweige begeben sich immer in radiärer Richtung in je einen Zwischenraum der contractilen Leisten und bilden so die schon erwähnten radiären Mittelfibrillen der Zwischenleisten der Rinde.«

Wenn wir diese Angaben Apáthys über seine leitenden Primitivfibrillen mit den unsrigen bekanntlich aus dem Gitterkörbchen ausgehenden Stützfibrillen vergleichen, so wird gewiß jeder Zweifel an der Identität beider Fibrillensysteme dadurch beseitigt. Wahrscheinlich verfügte Apáthy über sehr unvollkommene Schnittserien, nach denen er seine Hypothese der »leitenden Primitivfibrillen« begründete. So läßt es sich vielleicht erklären, warum er die

Verbindung seiner Primitivfibrillen mit dem Gitterkörbchen nicht feststellen konnte.

Daß die Fibrillen der Medianlinie und der sie bildenden Subcuticula von ganz andrer Beschaffenheit sind, als die Fibrillen des Markbeutels, das läßt sich sehr markant durch Methylenblau oder Toluidinfärbung nachweisen. Nach den genannten beiden Färbungsmitteln nehmen nämlich die Fibrillen der Subcuticula sowie der Medianlinie eine sehr charakteristische tiefblaue Farbe an, wogegen sich die das Sarcoplasma durchziehenden Stützfibrillen auf den mit Eosin oder Orange G nachgefärbten Serien hellrosa oder hellorange tingieren, so daß der wesentliche Unterschied zwischen den beiden Fibrillenarten auch in mikrochemischer Hinsicht sehr auffallend ist. Auch nach EHRLICHS oder HEIDENHAINschem Hämatoxylin tingieren sich die Subcuticularfibrillen stets dunkler und in etwas abweichender Weise als die Stützfibrillen des Sarcoplasma; die Reaktion nach diesen Färbungsmethoden ist aber nie so hervorstechend, als nach der erwähnten, zu diesem Zweck besonders geeigneten Methylenblau- oder Toluidinfärbung. Selbst in den nach APÁTHY vergoldeten Präparaten erschienen die Subcuticularfasern, sowie die der Medianlinien stets sehr tief schwarz tingiert, wogegen diejenigen des Markbeutels, freilich je nach der Dicke des Schnittes, eine kirschrote bis schwarzbraune Farbe annahmen.

Nach allen den genannten Methoden konnte ich durchaus kein Eindringen der Fibrillen der Medianlinie in die sich derselben saugnapfartig (Fig. 16) anheftenden Muskelfortsätze feststellen. Die in denselben verlaufenden Stützfibrillen endigen an der Wand des verjüngten Fortsatzes (*stzf*). Wohl wird mit diesem Anheften des Muskelfortsatzes an der die Nervenfaser enthaltenden Medianlinie auch die Innervation der Muskelzelle eng verbunden sein; dieselbe findet jedoch gewiß nicht innerhalb der Muskelfortsätze statt, sondern vielmehr durch Kontakt an ihrer Peripherie, worüber noch künftige Forschungen das letzte Wort aussprechen werden müssen.

Wie ich das Eindringen der aus der Medianlinie heraustretenden und in die Muskelfortsätze hineindringenden Neurofibrillen in Abrede stellen muß, so kann ich auch das Heraustreten der Stützfibrillen, d. h. der nach APÁTHY als leitend betrachteten »Primitivfibrillen« in die Subcuticularfasern nicht bestätigen, da ich in meinen Präparaten von ähnlichem Verhalten gar keine Spur finde. — Es kann aber eine gewisse Täuschung in dieser Hinsicht vorhanden sein, die zu ähnlichen Ansichten verführen kann. Wie ich im vorangehenden Teil gezeigt habe, flechten die Subcuticularfasern für jede Muskelzelle eine ziemlich tiefe Pfanne zusammen (Fig. 15), in welche diese letztere mit ihrem Stiel fest eingelassen ist. Wird der Schnitt durch den Stiel und durch den erhöhten Rand der Pfanne etwas schief geführt, so werden einzelne Subcuticularfäserchen der Pfanne im mikroskopischen Bilde scheinbar in dem Zwischenraum oder an den contractilen Platten des untersten Teiles der Rinde angetroffen. Diese kurzen, scheinbar in die Rinde eindringenden Subcuticularfäserchen sind aber mit den eignen Stützfibrillen der Muskelzelle in keiner Verbindung, sondern sie zeichnen sich namentlich nach Toluidinfärbung durch ihre tiefviolette Farbe vor den Stützfibrillen aus, welche von der Mitte des Stieles ihre Ausläufer in die Zwischenräume entsenden. Ähnliches scheinbares Eindringen der Subcuticularfaser läßt sich jedoch nur in einigen Schnitten, und dann noch »in günstigen und geeigneten Stellen«, wie selbst Apáthy zugibt, beobachten, wogegen an der weit größten Mehrzahl der Schnitte sich davon nicht die kleinste Spur wahrnehmen läßt. Übrigens kann man sich auch an solchen schief geführten Schnitten bei vorsichtiger Einstellung des mikroskopischen Bildes darüber überzeugen, daß jene einzelnen, in die Zwischenräume scheinbar eindringenden Subcuticularfäserchen nicht in derselben Ebene, wie die der Rinde und der Stützfibrillen zu liegen kommen, so daß auch diese Angabe Apáthys (1, 2), daß die »leitenden Primitivfibrillen die Rinde der Muskelfaser in radiärer Richtung ebenfalls zwischen je zwei contractilen Leisten durchsetzen und in die Subcuticula eintreten« nur auf bloßer Täuschung basiert.

Es sind aber in den ausführlichen Abhandlungen Apáthys (1, 2) über die Muskelzellen von *Ascaris lumbricoides* noch andre befremdende Angaben vorhanden, welche sich mit den in meinen Präparaten klar liegenden Tatsachen keinesfalls vertragen können. So beschreibt Apáthy nach seinen Präparaten eine gewisse Art von »gefensterter Membran«, sog. »Interstitialmembran«, welche die Muskelschicht nach der Leibeshöhle zu bedeckt und sich auch zwischen die einzelnen Längsmuskelfasern radiär bis in die Grundsubstanz der Subcuticularschicht fortsetzt. . . . Oft scheinen stärkere Fibrillen von rundlichem Querschnittsbild in ihr zu verlaufen, welche gelegentlich lange zu verfolgen sind und sich früher oder später wiederholt verzweigen; . . . Sie sind homogene, glashelle, stark brechende, den contractilen vollkommen ähnliche Fibrillen, welche, in einer Fläche nebeneinander gelagert, miteinander anastomosieren, streckenweise zu kleineren und größeren homogenen Platten verschmelzen und in dieser Weise eine reichlich gefensterte Haut herstellen. . . .«

Durch Vergleichung mit ähnlichen Muskelmembranen, namentlich in der bindegewebigen Hülle der Ganglien von Hirudineen, glaubt Apáthy solche »gefensterte Membranen, hauptsächlich auf Grund der Eigenschaften und des Verlaufes der Fibrillen, welche sie zusammensetzen, als muskulöser Natur, wenigstens als gewesene Muskeln auffassen zu können. Ich will sie vorläufig ‚Interstitialmuskeln' nennen«.

Als »veralterte zusammengegangene« Kerne derselben faßt der genannte Forscher »die in den gefensterten Platten hier und da vorkommenden rundlichen oder ovalen Scheiben auf, welche sich in kernfärbendem Hämatoxylin und auch in Goldchlorid nach Fixierung in Sublimatalkohol sehr stark tingieren lassen«.

Auch ich konnte an meinen Präparaten eine gewisse Art solcher »gefensterten Membran« zwischen den Muskelzellen und dem Darme ganz deutlich wahrnehmen; leider bin ich nicht imstande gewesen, derselben eine derartige Vergangenheit »der gewesenen Muskeln« zuzuschreiben, und halte sie einfach nur für die, durch Einwirkung der Fixagen erstarrte, während des Lebens in der Leibeshöhle der Ascariden reichlich circulierende Lymphe. Es läßt sich wohl durch Anschneiden einer lebenden *Ascaris* leicht beobachten, daß aus der verwundeten Stelle eine klare, hyaline, lymphatische Flüssigkeit in großer Menge abtröpfelt, welche an der Luft bald zur durchsichtigen, klebrigen Masse erstarrt. Ähnliches kommt auch bei Konservierungsprozessen vor, namentlich wenn die großen Ascaridenarten, vorher etwas angeschnitten, in toto fixiert werden. Die reichliche, die Leibeshöhle ausfüllende Lymphe erstarrt hier durch Einwirkung namentlich der alkoholischen Reagenzien in Form nach allen Seiten hin unregelmäßig verästelter und untereinander anastomosierender Fasern, welche die in Rede stehende »gefensterte, durchsichtige Membran« vortäuschen können, wie in Fig. 16 abgebildet und mit *lm* bezeichnet ist. Jene erstarrten lymphatischen Fäserchen zeigen eine gewisse Affinität zu allen angewandten Farbstoffen, sie nehmen jedoch stets einen hellen Farbton an, weisen aber trotz ihrer beträchtlichen Dicke gar keine Struktur auf. Diese Fäserchen heften sich bald an das Darmrohr, bald an die Genitalorgane oder die Muskulatur an und befinden sich selbstverständlich auch zwischen den Stielen der benachbarten Muskelzellen. Dabei bleibt noch ein Teil der Lymphe im halbflüssigen Zustand erhalten, welcher an den Schnitten als feintröpfige, in den Fensterchen der »Membran« liegende Masse erscheint. Ähnliches erfahren wir aus Apáthys Schilderung seiner »Interstitialmembran«, indem gesagt wird (1):

»Oft ist sie zwischen den Muskelfasern bloß als eine zähe, gallertartige Interstitialsubstanz vorhanden, welche sich noch nicht zu Lamellen verdichtet und gespalten hat. In Form einer solchen Lamelle oder in der einer strukturlosen Gallerte geht die Interstitialsubstanz in die Grundmasse der Subcuticularschicht über.«

Aus dem Vorliegenden erhellt es, daß auch diese Angaben APÁTHYS sich als unhaltbare Deutungen von evidenten Kunstprodukten repräsentieren.

Desgleichen muß es recht befremdend wirken, wenn wir auch bei dem Verfasser des »Lehrbuchs der vergleichenden Histologie« C. SCHNEIDER ganz ähnliche Angaben finden. — Unter dem Kapitel »Bindegewebe« beschreibt der letztgenannte Autor auf S. 330 in dem die Histologie der Nematoden behandelnden Abschnitt bei *Ascaris megalocephala* ein besonderes »Bindegewebe«, welches völlig der Kerne entbehrt.

».... Der Zwischenraum zwischen Enteron und Epiderm, soweit er nicht von den Muskelzellen eingenommen wird, ist durchsetzt von dünnen Lamellen aus Bindesubstanz, die sich bei VAN GIESON-Färbung schwach röten. Auch zwischen den Muskelfasern findet sich Bindesubstanz, in allerdings etwas abweichender Beschaffenheit, und grenzt ferner die Fasern gegen das Epiderm als sehr zarte Grenzlamelle, die von den Stützfibrillen durchbrochen wird, ab.

Zwischen den Muskelfasern ist die Bindesubstanz fein faserig filzig, ohne daß eine Spur von Sarc in den zarten Septen sichtbar wäre. Zwischen den Zellbäuchen der Muskelfasern geht dies Filzwerk in die erwähnten Lamellen über, an denen eine faserige Struktur nicht zu erkennen ist, die aber gelegentlich in Fäden auslaufen und sich besonders in den Berührungspunkten durch solche verbinden. Die Lamellen bilden ein außerordentlich weitmaschiges Wabenwerk, dessen Wandungen die Muskelzellkörper und deren Fortsätze umscheiden. An den Lamellen selbst haftet krümeliges Sarc, das auf den ersten Blick wie eine Niederschlagsinsel erscheint, durch sein konstantes Vorkommen und immer gleiche Beschaffenheit aber als lockerer Rest der Bildungszellen der Lamellen aufzufassen ist .....«

Vergleicht man diese Darstellung mit den Angaben APÁTHYS über seine Interstitialmembran, so leuchtet die Identität beider Produkte klar hervor. Da waren es die »gewesenen Muskeln«, welche der Interstitialmembran den Ursprung geben sollten, hier sind es irgendwelche problematische »Bildungszellen«, von deren Existenz nichts bekannt ist, nur daß sie die Bindegewebslamellen hinterließen; ihr »krümliges Sarc« ist zwar zwischen denselben als lockerer Rest aufbewahrt, aber die Kerne schwanden ohne Spur....

Möchten die Erörterungen der genannten Autoren über solche »gefensterte Membranen« oder das »Bindegewebe« noch so eigentümlich klingen, der wahre Ursprung solcher

Gebilde ist doch sehr einfach. Es sind wirklich bloße, durch Einwirkung der Reagenzien erzeugte Erstarrungen der flüssig klebrigen Lymphe, mit welcher während des Lebens die Leibeshöhle namentlich bei den großen Ascaridenarten prallgefüllt wird. Sie bespült alle in der Leibeshöhle befindlichen Organe, und ist nicht nur zwischen den einzelnen Muskelfasern, sondern vielmehr zwischen den letzteren und dem Darme, da sie hier den größten Spielraum zur freien Circulation findet, vorhanden; sie erstarrten in der Form von ganz unregelmäßig anastomosierenden, an ganz willkürlichen Punkten sich ansetzenden Lamellen, welche sich nach verschiedenen Färbungsmitteln blaß tingierend, ein weitmaschiges Wabenwerk, d. h. ein faseriges »Bindegewebe« im Sinne C. Schneiders oder eine sog. »gefensterte Interstitialmembran« nach Apáthy bilden.

Nun kehren wir wieder zu unsern Stützfibrillen zurück. Kurz vor der Veröffentlichung der Abhandlung Apáthys (1) publizierte auch Rohde seine Ergebnisse der Untersuchungen über »Muskel und Nerv« von *Ascaris* (12).

Auch Rohde beschreibt im Sarcoplasma ein besonderes Fibrillenwerk, das er als differenziertes Plasma, sog. »Spongioplasma«, bezeichnet.

> »Die centrale Marksubstanz, welche am inneren offenen Abschnitt der Muskelzelle meist beutelförmig weit in die Leibeshöhle vorquillt und Querfortsätze zu den Nerven entsendet, setzt sich aus einem homogenen Hyaloplasma und einem sich sehr intensiv färbenden Spongioplasma zusammen, dessen Fibrillen einen sehr verschiedenen Verlauf und ein äußerst mannigfaches gegenseitiges Lageverhältnis zeigen, insofern sie bald auf weite Strecken parallel ziehen, so häufig in den von dem Markbeutel zum Nervensystem gehenden Querfortsätzen, bald weitmaschig sich verflechten, bald ziemlich eng miteinander verfilzen, so daß sie auf Schnitten als körnig fibrilläre Masse erscheinen. In dieser letzteren Form erscheint die Marksubstanz meist als »Interfibrärmasse« in der contractilen Rinde.

Aus der Schilderung Rohdes geht unzweifelhaft hervor, daß die von ihm als »Spongioplasma« bezeichneten Fibrillen den von Apáthy beschriebenen, im Sarcoplasma verlaufenden »leitenden Nervenfibrillen« und meinen Stützfibrillen entsprechen. Als nun Rohde auf die Widersinnigkeit der Deutung Apáthys hinwies (13) und die markante Identität beider Fibrillensysteme nachzuweisen suchte, ist seine Deutung von Apáthy heftigst angegriffen worden (2), wobei der letztgenannte Autor von neuem durch kräftigere Belege seine früheren Angaben zu unterstützen sich bemühte. Doch scheint es, daß er selbst bald darauf an der Richtigkeit seiner Hypothese zweifelte, weil er in seiner Hauptarbeit über das »leitende Element« des Nervensystems (3) gerade von *Ascaris* auffallend wenig spricht.

Wie oben erwähnt, sind die spongioplasmatischen Fibrillen ROHDES mit unsern Stützfibrillen, namentlich was ihren Verlauf anbelangt, vollkommen identisch. Über ihre feinere Struktur konnte ROHDE in seinen mit Osmiumsäure behandelten Präparaten gewiß nichts ermitteln, aber der Zusammenhang der Stützfibrillen mit dem den Kern umgebenden Gitterwerk entging auch diesem Verfasser vollkommen. Dies wäre um so mehr zu bewundern, da ROHDE als Objekte seiner Forschungen vorwiegend die *Ascaris megalocephala* angibt, wo die Muskelfasern verhältnismäßig viel kürzer entwickelt sind und deshalb auch der Kern samt dem Gitterkörbchen in den Schnittserien viel häufiger zum Vorschein kommt, als es bei *Ascaris lumbricoides* der Fall ist. — Wenn man die seiner Abhandlung (11) beiliegenden Mikrophotographien genauer betrachtet, so überzeugt man sich leicht von der wahren Ursache der erwähnten Deutungen. Die Mikrophotographien beweisen nämlich die große Unzulänglichkeit von Präparaten ROHDES in aller technischer Hinsicht. Es sind meistens Reproduktionen von ganz geschrumpften, ungenügend mit Paraffin durchtränkten und zahlreiche Löcher aufweisenden Präparaten, in denen einzelne Gewebe vollständig vernichtet sind, so daß es wirklich zu bewundern ist, daß ROHDE an solchen Präparaten auch das »Spongioplasma« studieren konnte.

Wie schon früher betont wurde, sollen nach APÁTHY seine »leitenden Primitivfibrillen« an »geeigneten Stellen und einzelnen Schnitten« aus der Muskelzelle in die Subcuticula heraustreten, um sich hier weiter fortzusetzen. Demgegenüber hat ROHDE gesehen »eine große Anzahl Muskelzellen, in welche von der Subcuticula aus einzelne oder sogar in Bündel vereinigte Fibrillen eintreten« sollen.

Auch C. SCHNEIDER beschreibt in seinem Lehrbuche (14) ein ähnliches Verhalten seiner Stützfibrillen«, indem er sagt:

> »In der Sarcachse biegen sie entweder in aufsteigender Verlaufsrichtung um und dringen in den beutelartig vorspringenden Zellkörper ein, oder sie verlaufen gegen das Epiderm hin und durchbrechen die contractile Rinde dort, wo sie an das Epiderm stößt, um Fibrillen an dieses abzugeben. Es sei zunächst letzteres Verhalten betrachtet. Die gewunden verlaufenden Fibrillen treten aus der Faser aus; doch bleibt es fraglich, ob sie tief in das Epiderm eindringen und hier in Stützfibrillen desselben übergehen; eher dürfte nur eine Umflechtung mit den basal besonders dicht gedrängten Stützfibrillen des Epiderms vorliegen, die einer Verstärkung des Zusammenhaltes der Gewebe dienen mag.«

Wie schon früher auseinander gesetzt, handelt es sich hier wie dort bloß um eine durch schief geführte Schnitte verursachte

Täuschung. Da die einzelnen Fibrillen des Markes auch in die untersten Zwischenräume der contractilen Rinde als scharf hervortretende Ausläufer eindringen, und da die Subcuticularfasern für jeden Stiel der Muskelzelle eine besondere Pfanne zusammenflechten, so kann bei schief geführten Schnitten, wegen der großen Feinheit und Ähnlichkeit beider Fibrillenarten, die Täuschung hervorgerufen werden, als ob dieselben in irgendwelchem Zusammenhang miteinander stünden. — Wenn diese Verbindung den wirklichen Tatsachen entsprechen sollte, so müßte gewiß dieser enge, durch Fibrillen vermittelte Konnex auf jedem einzelnen Schnitte, auf jeder Muskelzelle vorkommen; dies ist aber nicht der Fall, was alle erwähnten Autoren zugeben. — Übrigens kann man sich nach Anwendung von speziellen Methoden, besonders nach Toluidinfärbung, über jeden Zweifel überzeugen, daß jene Subcuticularfäserchen und die sarcoplasmatischen Stützfibrillen der Muskelzelle ganz heterogene Gebilde vorstellen, und streng auseinander gehalten werden müssen.

Sehr eigentümlich ist auch die Angabe Rohdes darüber, wie die Muskelzellen innerviert werden (12):

> »Die weitaus meisten Muskelzellen schicken ihre Querfortsätze zum Innenrande der die Hauptnervenstämme enthaltenden Medianlinien. . . .« Vor ihrem Ansatz zerfallen die Muskelzellen »durch wiederholte Teilungen in kleinere Zweige, welche sich mit den obersten Nervenfasern der Mediannerven direkt verbinden, und zwar in der Weise, daß an der Antrittsstelle die Nervenfaserscheide gänzlich aufgelöst wird und die Muskelsubstanz meist in der Form eines Zapfens mehr oder weniger weit in den Achsencylinder hineinragt. Die Zapfen zerlegen sich durch weiter fortgesetzte Spaltung in immer kleinere Stücke, bis schließlich ihr Spongioplasma sich in einzelne Fibrillen aufgefasert hat, welche von denen des Achsencylinders nicht mehr zu unterscheiden sind, so daß ein direkter Übergang des Spongioplasmas der Muskelzelle in dasjenige des Achsencylinders wahrscheinlich ist. Oft ist keine Zapfenbildung, sondern nur ein unmittelbares Herantreten des Muskelfortsatzes an den an dieser Stelle der Scheide entblößten Achsencylinder zu beobachten. Aber auch in diesen Fällen zeigt sich ein deutlicher Zusammenhang von Muskel und Nervenfaserspongioplasma. . . .
>
> Die Innervation der Muskelzelle erfolgt also durch ihre Marksubstanz, von welcher die Fortsätze einen integrierenden Teil darstellen.«

Diesen Angaben Rohdes über den Zusammenhang des Plasmas der Muskelfortsätze mit dem des Achsencylinders, im Sinne Rohdes, kann ich nicht im entferntesten beipflichten. An gut behandelten Präparaten ist davon keine Spur zu sehen. Auch diese abenteuerliche Deutung ist entweder durch schief geführte Schnitte, vielmehr aber durch überaus ungenügende Präparate bedingt worden.

Der jüngste Beobachter der Strukturverhältnisse der Muskelzellen von *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides* war R. GOLDSCHMIDT (9); dieser Autor bemühte sich, in den Muskelzellen und auch in den Zellen des Oesophagus und des Darmes, also in allen, seiner Bezeichnung nach »lebhaft funktionierenden Gewebszellen«, ein ganz neues, sehr eigentümliches Element, von dessen Vorhandensein die obengenannten Autoren keine Kenntnis hatten, zu entdecken. Neben dem Stützfibrillensystem beschreibt nun dieser Verfasser den »Chromidialapparat« der Muskelzellen, welcher aus »reichlichen Schlingen der durcheinander gewundenen Fäden, die das Sarcoplasma erfüllen« besteht. »Die Verlaufsrichtung der Chromidialstränge ist ziemlichen Schwankungen unterworfen: in der Umgebung des Kernes ist es immer eine circuläre, so daß der Kern in ein Fadenkörbchen eingeschlossen erscheint. Weiter entfernt vom Kern erscheint meist das mechanische Moment der Spannung in der Zelle die Richtung zu bedingen, da gewöhnlich dort der Längsverlauf vorherrscht.« . . . . »Die relativ sehr zarten Fäden der Muskelzellen lassen sich vielmehr meist auf große Strecken im Schnitt verfolgen.«

Aus dieser, sowie vielen andern Erwägungen, in denen der Umstand hauptsächlich betont wird, daß »eine reichlichere Anhäufung von Fäden sich immer nur in der Nähe des Kerns« findet, und daß deren »körbchenartiges Umflechten des Kerns besonders in die Augen springt«, mußte man zu dem Schlusse gelangen, daß es sich hier zweifelsohne wieder nur um die Stützfasern handelt. Die geschilderten Verhältnisse bildet GOLDSCHMIDT zwar in zahlreichen Figuren ab, es ist nur zu bedauern, daß er in den reproduzierten Muskelzellen mit dem Chromidialapparat nicht gleichzeitig auch die Stützfibrillen mit hineingetragen hat, wie schon von VEJDOVSKÝ hervorgehoben wurde.

In der weiteren Darstellung hebt der Verfasser bei jeder Gelegenheit hervor, daß die Stützfibrillen mit seinem Chromidialapparat nichts zu tun haben, namentlich aus dem Grunde, da der letztere vorwiegend im Mark entwickelt ist, die ersteren dagegen besonders reichlich in der contractilen Rinde vorhanden sind oder nur an der Peripherie der Muskelzellen vorzukommen pflegen. Sodann kommt »außer den wichtigen Beziehungen zum Kern, von denen die Stützfibrillen nichts erkennen lassen, da sie im Markbeutel gewöhnlich stark peripher verlaufen, ja auch das färberische Verhalten in Betracht. Die Stützfibrillen sind gewöhnlich nur ganz blaß oder auch gar nicht gefärbt, wenn der Chromidialapparat seine intensivste Tinktion angenommen hat. Gerade das, was den Chromidialapparat am schönsten zeigt, eine reiche Kernfärbung, läßt von den Fibrillen fast gar nichts erkennen, die zu ihrer Darstellung Vergoldung oder eine Beitzfärbung benötigen.«

Nach dem Vorstehenden hat Goldschmidt, wenn auch nur was die Stützfibrillen anbelangt, ganz neue Tatsachen entdeckt! Die Stützfibrillen sollen also ganz subtile Gebilde sein, welche bloß nach gewissen speziellen Methoden zum Vorschein kommen, sie sollen überdies nach Goldschmidt vornehmlich nur in der Rinde oder an der Peripherie der Zelle entwickelt sein!

Wir haben aber darauf ausdrücklich hingewiesen, und auch die älteren, oben erwähnten Autoren stimmen in ihren strittigen Schilderungen darin überein, daß diejenigen in Rede stehenden, mächtig verzweigten Fibrillen sich nach allen angewandten Färbungsmitteln stets intensiv tingieren, und deshalb auch im Sarcoplasma, und zwar nicht nur in der Rinde, sondern auch im Markbeutel und seinen Fortsätzen ungemein scharf und in großer Menge hervortreten. Die Stärke derselben erlaubt es sogar, daß auch in den noch im Paraffin sich befindenden Schnitten auf den Objektgläschen ohne jede vorausgeschickte Färbung, die reichlich entwickelten Stützfibrillen bei ganz kleiner Vergrößerung sehr deutlich zum Vorschein kommen.

Auch das, namentlich bei *Ascaris lumbricoides* mächtig entfaltete Gitterkörbchen, von welchem eben die Stützfibrillen in das Cytoplasma ausstrahlen, tritt an gut fixierten Präparaten immer sehr klar zutage, der Beobachtung Goldschmidts ist es jedoch vollkommen entgangen!

Dafür beschreibt der genannte Verfasser »einen Chromidialapparat, als ein System von Fäden, Chromidialfäden, Chromidialsträngen, die typische Reaktion, Struktur und Anordnung innerhalb des Cytoplasma zeigen. Sie färben sich stets intensiv chromatisch, in gleichem Farbenton, wie das Chromatin des Kerns. Die einzelnen Fäden verlaufen meist stark gewunden durch das Cytoplasma, sind von wechselndem Umfang und meist fein vacuolisiert. Am dichtesten sammeln sich die Fäden immer um den Kern, den sie völlig umspinnen können.«

Auch direkte »morphologische Beziehungen« zum Kern sind Goldschmidts Ansicht nach nachzuweisen, nämlich »die Auflagerung der Fäden auf die Kernmembran, wahrscheinlich auch Eindringen in den Kern. Sodann treten aus den Kernen bisweilen chromatische Körper aus, die mit der Neubildung der Chromidien zusammenhängen.«

Es ist nun jedenfalls sonderbar, daß GOLDSCHMIDT auch in dem Oesophagus, sowie den Darmepithelzellen, denen der Muskelzellen ganz entsprechende »Chromidien« beobachtet, gedeutet und bei den Darmepithelzellen sehr ausführlich beschrieben hat.

Diese GOLDSCHMIDTschen Voraussetzungen von einem Chromidialapparat in den Metazoenzellen, speziell in den Muskelzellen von *Ascaris*, sind nämlich eine Applikation der von R. HERTWIG ursprünglich für Protozoen aufgestellten »Chromidiallehre«. Nach dieser Hypothese treten nämlich aus dem Kern chromatische Bestandteile heraus und können unter günstigen Bedingungen auch neue Kerne bilden. Diese Annahmen, welche bis heute keinen festen Boden gefunden haben, besonders was den genetischen Zusammenhang der »Chromidien« mit dem Kernchromatin betrifft, bemüht sich GOLDSCHMIDT auch bei den Metazoen zu verallgemeinern und an einigen »lebhaft funktionierenden Gewebszellen« von *Ascaris* nachzuweisen.

»Der Chromidialapparat zeigt sich nämlich in ein und derselben Zelle — der Bau des *Ascaris*-Körpers erlaubt es, bestimmte Zellen miteinander zu vergleichen — ziemlich verschieden. Bald ist er mächtig entwickelt, bald schwach oder fehlt sogar vollständig ...« GOLDSCHMIDTs Ansicht nach hängt dies mit verschiedenen Funktionszuständen der Zellen zusammen. »Einmal ergibt es sich, daß stärker beanspruchte, funktionsmannigfaltigere Zellen auch reichliche Chromidienbildung aufweisen. Die Muskelzellen lassen sich z. B. in eine aufsteigende Reihe bringen: Körpermuskelzellen, desgleichen des männlichen Hinterendes, Spicularmuskeln, Dilatatorzellen des Chylusdarmes. In den Darmepithelzellen treten sie nur auf, wenn die Zelle in lebhafter Funktion ist, was durch die Anwesenheit von Nahrungströpfchen bewiesen wird; in ausgehungerten Tieren, also bei untätigen Darmzellen, verschwinden sie.« Sodann versuchte GOLDSCHMIDT den Beweis für einen Zusammenhang seiner funktionellen Strukturen mit der Funktion der Muskelzellen auch direkt auf einem experimentellen Weg zu erbringen:

»Eine kräftige Muskeltätigkeit wurde einmal durch Tetanisieren erzielt.« »Der Wurm verfiel in kräftigen Tetanus, indem er sich auf etwa $^2/_3$ seiner Länge verkürzte.« Weiter wurden die lebenden Tiere im warmen Wasser, dem etwas Phenolphtalein in alkoholischer Lösung zugesetzt war, gehalten. Die Würmer wurden dabei recht lebhaft. »Sie schlangen sich wie wild durcheinander, bäumten auf und gebärdeten sich wie toll. Das Reizmittel war, wie sich zeigte, der Alkohol.« .... »Die heftig erregten Würmer entwickelten eine ungewöhnliche Muskeltätigkeit.« »Bei beiden Versuchen wurden dann die Tiere eingelegt und geschnitten.« — Das Ergebnis beider Versuche war die »übermächtige Entwicklung der Chromidialstränge«, welche die betreffenden Zellen ausfüllten, »eine Menge, wie sonst nie zur Beobachtung kam.«

Sollten sich die Befunde GOLDSCHMIDTS wirklich bestätigen, wären sie imstande einen förmlichen Umsturz von bisherigen Anschauungen über den Bau der Zelle zu verursachen, dann wäre freilich kein prinzipieller Unterschied zwischen Plasma und Kern vorhanden, wenn aus dem letzteren chromatische Bestandteile so willkürlich und in unbegrenzter Menge in das Sarcoplasma heraustreten und in diesem einen »Chromidialapparat aufbauen« könnten. Diese Erörterung veranlaßte daher VEJDOVSKÝ (15), sich von den Plasmastrukturen und vornehmlich von jenem Chromidialapparat der Muskel- und Darmzellen von Ascariden durch selbständige Beobachtung zu überzeugen. Zu dieser speziellen Untersuchung stand VEJDOVSKÝ eine kleinere Art, *Ascaris ensicaudata*, aus der Amsel zur Verfügung. An gut fixierten und nicht zerstückelten Tieren war in den mit Pikrokarmin und Eisenhämatoxylin tingierten Präparaten von irgendwelchen »Chromidien« keine Spur zu finden. In beiden genannten Zellgruppen hat VEJDOVSKÝ nur einen Stützfibrillenapparat vorfinden können, denselben aber mit solcher Schärfe auch in färberischer Hinsicht hervortretend beobachtet, wie es keinem der früheren Autoren gelungen war. Erst VEJDOVSKÝ hat den rechten Verlauf der Stützfibrillen erkannt, indem er in den Darm- sowie den Muskelzellen das charakteristische, den Kern umgebende Fibrillenkörbchen, von welchem eben die Stützfibrillen radial in das umgebende Plasma ausstrahlen, entdeckte. Von etwaigen »Chromidien« war jedoch keine Spur zu finden. Mit Hinsicht auf die ähnliche Darstellung GOLDSCHMIDTS über seinen »Chromidialapparat«, dessen Fäden sich am dichtesten um den Kern ansammeln und ihn völlig umspinnen sollen, »so daß der Kern in ein Fadenkörbchen eingeschlossen erscheint«, und von dem Standpunkte ausgehend, daß die chromatische, an den Kern gebundene Substanz nicht so willkürlich in das Cytoplasma heraustreten kann, oder mit andern Worten, daß es überhaupt keine Chromidien in den Metazoenzellen gibt, glaubt VEJDOVSKÝ (15), »daß die Chromidialstränge GOLDSCHMIDTS nur durch ungünstige Konservierung hervorgerufen werden konnten.«

»Wie der Verfasser (S. 43) erwähnt, wurden die möglichst kleinen Stücke »des lebend zerschnittenen Tieres in die Sublimatgemische eingelegt. . . . . Bei der Zerstückelung der lebenden Tiere erfolgen nämlich ganz plötzliche Zusammenziehungen des Leibesmuskelschlauches und aller in der betreffenden Region befindlichen Organe. Namentlich die Epithelien und Muskelzellen erscheinen bei dieser Manipulation schwer betroffen und ihre Strukturen sind bis zur Unkenntnis verändert.«

»Ich bin nun fest überzeugt, daß die ‚Chromidialstränge‘ nicht infolge der Kerntätigkeit im Cytoplasma als je nach der Intensität und Länge des Tetanus oder andern Reizes mehr oder weniger zahlreich zum Vorschein kamen, sondern daß die während der Ruhe im Sarcoplasma und in den Darmzellen ausgespannten Stützfibrillen durch die plötzlich eintretenden und lange andauernden Reaktionen bald teilweise, bald total zerrissen wurden, die kontrahierten Abschnitte verdickten und so die durcheinander geschlungenen ‚Chromidialfäden‘ vortäuschten.«

»Kurzum, der von Goldschmidt beschriebene Chromidialapparat stellt infolge der gewaltsamen Einwirkung der angewandten Versuchsreagenzien stark verletzte und zerrissene Fäden des ‚normalen‘ fädigen Gerüstapparates dar, welcher vermutlich aus dem ursprünglichen Strahlensystem der Centroplasmen hervorgegangen ist.«

Die Resultate meiner Beobachtungen haben gezeigt, daß die großen Ascaridenarten in ihren Strukturen mit denen von *Ascaris ensicaudata* vollkommen übereinstimmen. Wie die Darm- und Muskelzellen von *Ascaris ensicaudata*, sind auch die voluminösen Zellen der beiden großen Ascaridenarten durch einen, jedoch verhältnismäßig auch viel mächtiger entwickelten Stützfibrillenapparat ausgezeichnet.

Gegenüber den Angaben Goldschmidts, daß die Stützfibrillen »nur ganz blaß oder gar nicht gefärbt werden«, und daß »sie zu ihrer Darstellung Vergoldung oder eine Beizfärbung benötigen, kann ich im Gegenteil auf Grund von eignen Beobachtungen konstatieren, daß die Stützfibrillen in gut vorbehandelten Präparaten auch bei jeder gewöhnlichen Färbungsmethode, z. B. Pikro- und Alaunkarmin, Delafields Hämatoxylin, Ehrlichs Hämatoxylin sehr klar zutage treten. Auch sind dieselben keineswegs subtile Gebilde, sondern von einer ganz beträchtlichen Stärke, und lassen sich bei kleinsten Vergrößerungen, z. B. bei Zeiss A, ganz deutlich nicht nur in der Rinde, sondern auch überall im Markbeutel, als reichlich verzweigte, lange Stränge sehr deutlich wahrnehmen.

Und so war ich nicht imstande, trotz aller sorgfältigen Aufmerksamkeit bei der Durchmusterung aller meiner zahlreichen, nach verschiedener Fixierung und Färbungsmethoden hergestellten Präparate in den Muskel-, Darm- und Oesophaguszellen der beiden großen Ascaridenarten, den gewiß interessanten Chromidialapparat Goldschmidts zu ermitteln. Auch bei den zu demselben Zweck untersuchten kleineren Arten, nämlich bei *Ascaris semiteres* und *Ascaris canis*, habe ich keine positiven Resultate in dieser Hinsicht bekommen. Überall wurden zwar verschiedenartige Stützvorrichtungen in merkwürdigster Weise angetroffen, aber irgendwelche, aus dem Kern herstammende »Chromidien« kamen mir in allen den genannten »lebhaft funktionierenden Gewebszellen« nie zu Gesicht. Auch der Kern trat an meinen Präparaten nach guter Vorbehandlung immer in rundlicher oder ovaler Gestalt hervor, er war mit hyalinem Kernsaft, in welchem sich ein bis drei stets intensiv sich färbende Nucleolen, außer den kleineren oder größeren chromatischen Kügelchen oder Fädchen befanden, prall gefüllt. Nie schien er so ungemein geschrumpft, wie er in GOLDSCHMIDTS Abbildungen reproduziert wird, und nahm auch in den erwachsenen Muskelzellen, an deren Wänden durch Stützfibrillenvorrichtungen aufgehängt, zwischen dem die Rinde enthaltenden Stiel und dem Markbeutel eine gesetzmäßige Stellung ein, wogegen GOLDSCHMIDT den Kern sehr willkürlich, auch tief zwischen die contractile Rinde eingesenkt zeichnet.

Da meine Bemühungen, die aus dem Kern herauskriechenden »Chromidien« in allen meinen, aus normalen Tieren nach verschiedenen Methoden hergestellten und äußerst zahlreichen Präparaten auch nur in einem Falle zu Gesicht zu bekommen, erfolglos blieben, habe ich beide früher erwähnte, von GOLDSCHMIDT anempfohlene Experimente unternommen, treu in allen Details seiner Experimentierweise folgend, um vielleicht mindestens auf diesem Wege »durch mächtige Muskeltätigkeit« auch »die mächtig vermehrten Chromidien« in den Muskelzellen anzutreffen. Die durch lange Tetanisierung erschöpften Tiere habe ich in kleinere Stücke zerschnitten und dann in der von GOLDSCHMIDT angegebenen Weise fixiert. Als ich nachher unter dem Mikroskop die aus den so behandelten Tieren verfertigten Präparate beobachtete, war ich nicht wenig erfreut darüber, daß ich den GOLDSCHMIDTschen Abbildungen ähnliche Bilder erhalten habe. Der Markbeutel war wirklich mit kurzen, meist stärkeren, aber auch schwächeren dunkel sich tingierenden Fädchen erfüllt, welche meistens krummgewunden im Sarcoplasma verliefen und an beiden Enden eine ansehnliche Verdickung aufgewiesen hatten, wie in Fig. 19 veranschaulicht ist. Die sonst stets gespannten Stützfibrillen (*stzf*) wurden nämlich durch die lang anhaltende Tetanisierung und nachfolgende Zerstückelung der Tiere fast bis zur Unkenntlichkeit zerrissen und in Form kürzerer oder längerer Schlingen plötzlich zusammengezogen, worüber uns die Verdickungen an beiden Enden solcher Bruchstücke am deutlichsten unterrichten.

Ganz entsprechende Reproduktionen solcher zerrissener und verschieden gewundener Fädchen finden wir in Fig. 21, 28, 36 bei GOLDSCHMIDT abgebildet, welche dieselben, soeben besprochenen Verdickungen aufweisen, aber von dem Verfasser als »durch den Tetanus erhöhte Muskeltätigkeit« reichlich vermehrte »Chromidien« bezeichnet werden. Ich bin fest überzeugt, daß GOLDSCHMIDT nur diese zusammengezogenen Bruchstücke der Stützfibrillen als die »im Marke liegenden, in eleganten Touren durcheinander geschlungenen Chromidialfäden« beschrieben hat. Daß solche Chromidien- mit chromatischer Kernsubstanz nichts zu tun haben, ist selbstverständlich, was auch das den Kern umgebende, nach den obenerwähnten Prozeduren sehr verunstaltete und zerrissene Gitterkörbchen beweist, um welches eben solche, von GOLDSCHMIDT für »Chromidien« gehaltene Bruchstücke von ihm abgerissenen Partien ehemaliger Stützfibrillen reichlicher angehäuft sind. Eine Spur von solchem Gitterkörbchen hat GOLDSCHMIDT auch an seinen Präparaten gewiß sehen müssen, es ist ja keineswegs so subtil, und namentlich bei *Ascaris lumbricoides* ist es ungemein reich entwickelt. Da aber GOLDSCHMIDT den normalen Zusammenhang der Stützfibrillen mit dem Gitterkörbchen in seinen Präparaten nicht zu erkennen imstande war, konnte er auch die Bedeutung des charakteristischen, den Kern umgebenden Gitterkörbchens durchaus nicht begreifen, und seinen gewissen Voraussetzungen folgend, hat er dasselbe als einen »Chromidialapparat«, »dessen körbchenartiges Umflechten des Kernes immer besonders in die Augen springt« bezeichnet. Es scheint nicht unrichtig, wenn man sich die der Wahrheit nicht entsprechende und willkürliche Darstellung GOLDSCHMIDTS, als wären die Stützfibrillen ungemein subtile, sehr selten oder höchstens durch Vergoldung erkennbare Fäserchen, so erklärt, daß der erwähnte Autor bloß wenige sehr feine, von den starken vernichteten Fibrillenästen abgerissene und an der Peripherie des Markbeutels angeheftet gebliebene Fäserchen auf seinen Präparaten gesehen hat.

Wenn auch GOLDSCHMIDT dies sehr gern und sehr oft betont, »daß man bei Verarbeitung eines reichen Materials ja auch erkennen lernt, was gut und was schlecht konserviert oder gefärbt ist«, war er trotzdem nie imstande, sich richtig von dem wahren Verlauf der Stützfibrillen zu überzeugen; deshalb sah er sich natürlich gezwungen, aus den Angaben früherer Autoren das Passendste für seine Chromidialhypothese auszuwählen und zusammenzustellen. — Bloß einzelne, verschiedenartig verunstaltete Bruchstücke der sonst weit verfolgbaren, gespannten, sehr deutlich hervorstechenden Stützfibrillen kamen ihm zum Vorschein, welche er für besondere »funktionelle Strukturen«, die »Chromidien« nämlich, betrachtete. Dabei erhellt aus der ganzen Schilderung des Chromidialapparates die Tendenz des Verfassers, unzweifelhaft nachzuweisen, daß die Chromidien aus dem Kern heraus in das Sarcoplasma austreten, und zwar in größerer oder geringerer Menge, wie es die verschiedenen Funktionszustände der »lebhaft funktionierenden Gewebszellen« beanspruchen. Mit dem hängen freilich die von GOLDSCHMIDT beobachteten Verbrauchs- bzw. Neubildungsstadien der Chromidien zusammen; zu den letzteren gehören jene »knorrige, dicke Stränge, die eine starke Vacuolisation erkennen lassen«, und von denen nach GOLDSCHMIDTS Meinung »der Ersatz der verbrauchten Stränge ausgeht, die bei diesen Zellen fortwährend neu gebildet werden«. Doch schaut man sich die GOLDSCHMIDTschen Fig. 26, 27 an, die diese vermeintlichen Tatsachen zur Veranschaulichung bringen sollen, so wird man gewiß gleich alles Vertrauen zu solchen Chromidialhypothesen bald verlieren und ganz unwillkürlich zur Überzeugung gelangen, es handle sich um ausgesprochene Kunstprodukte. Die Kerne scheinen auf den Figuren ungemein zusammengeschrumpft und sehr unregelmäßig konturiert, ihre chromatische Substanz in Brocken niedergeschlagen, von einem Chromatingerüst sieht man an den abgebildeten Kernen keine Spur. Daß solche Verunstaltungen der Kerne nur auf Artefakten beruhen, ist aus den GOLDSCHMIDTschen Abbildungen klar genügend zu erkennen, und es kostet wohl nicht viel Mühe, solche Bilder in den Ascaridenpräparaten hervorzurufen, wie ich mich aus eigner Erfahrung experimentell vielmals überzeugen konnte. Es kommt hier in erster Reihe nicht auf das Fixationsverfahren, sondern vielmehr auf die Behandlung der Präparate bei der Vorbereitung der Objekte zur Einbettung und auf die Einbettungsprozedur selbst an.

Wenn man die Objekte zur Einbettung vorbereitet, so muß man gewiß die größte Vorsicht dazu verwenden, damit dieselben gründlichst entwässert werden, damit sie mit Xylol, Chloroform usw. und schließlich mit Paraffin gründlich durchgetränkt werden können. Darauf ist um so mehr bei der Verarbeitung von Ascaridenmaterial zu achten, da die einzelnen Gewebe, vornehmlich die Muskulatur, ungemein viel Wasser in sich enthalten. Die betreffenden Objekte müssen, von dem 50%igen angefangen, durch stärkere Alkohole bis in den Absolutus durchgeführt werden, und darin, indem derselbe vielmals gewechselt wird, wenigstens 24 Stunden gelassen, damit sie gründlichst entwässert werden. Sonst ist immer die Gefahr vorhanden, daß die zum Einbetten vorbereiteten Objekte, welche ihrer dicken Cuticula wegen überhaupt sehr schwer das Paraffin in heißem Zustande durchlassen, mit demselben nicht völlig durchtränkt werden, und daß deshalb durch schädliche Wirkungen des wenn auch in geringer Menge anwesenden Wassers, die feinen Gewebe bei solcher Einbettung auf dem heißen Paraffinbade gröbste Umgestaltungen erleiden können. Nach solchen Methoden behandelt, erscheinen dann die Kerne gewiß völlig verschrumpft, ganz getreu nach den Abbildungen GOLDSCHMIDTs, aber auch die Fibrillensysteme, besonders der Muskelzellen, werden gänzlich vernichtet und zur Unkenntlichkeit verändert. Das Gitter wird in einzelne Klumpen zerrissen, welche vacuolisiert und grobkörnig gebröckelt erscheinen, und ähnlicherweise werden auch die starken Stützfibrillen lädiert, indem sie in kürzere, ziemlich breite Bänder zusammengezogen werden, welche entweder strukturlos oder feinvacuolisiert mit auffälligen Anschwellungen in fein granuliertem Plasma meist in Schlingen gedreht verlaufen. Genau dieselben Verhältnisse, wie aus seinen vorangehenden Zitaten ersichtlich, schildert GOLDSCHMIDT bei seinem »Chromidialapparat«, und seine Abbildungen beweisen die Identität der »Chromidien« mit den auf oben beschriebene Weise erzeugten Artefakten.

Ich habe solche Chromidienartefakte zum Vergleiche mit den wahren Strukturverhältnissen der Ascaridenmuskelzellen noch in der Fig. 20 herangezogen. Vergleicht man den mit *r* bezeichneten Klumpen mit dem von GOLDSCHMIDT in seiner Fig. 26 abgebildeten »Chromidialapparat«, so liegen gewiß dieselben Verhältnisse vor. GOLDSCHMIDT betrachtet solche vacuolisierte, feinkörnige Knäuel als »Chromidienneubildungszustände«, ich möchte dieselben vielmehr durch ungenügende Behandlung bei Verfertigung der Präparate als vollkommen verunstaltete, verschrumpfte Bruchstücke von einem Fibrillengitter bezeichnen. Auch die nach einem ungenügenden Präparat in meiner Fig. 20 reproduzierten Fäden *y*, *z* solcher »Chromidienartefakte« weisen jene perlenschnurartigen Anschwellungen auf; auch sie werden »in eleganten Touren durcheinander geschlungen«, in derselben Art, wie von GOLDSCHMIDT öfters beschrieben und in zahlreichen Figuren illustriert wird.

Solche Fibrillenläsionen treten im Plasma in großer Menge und in allen Richtungen, so namentlich auch um den Kern angehäuft hervor, welch letzteren Zustand GOLDSCHMIDT für ungemein wichtig betrachtet, da seiner Ansicht nach —

und er hat es ja auch in Fig. 20 abgebildet — die Chromidialstränge aus dem Kern in das Sarcoplasma hinein wandern.

Solche Täuschungen können wohl auf zweierlei Art hervorgerufen werden. Die Praxis bei der Herstellung mikroskopischer Präparate hat gewiß einen jeden darüber belehrt, daß beim Schneiden von schlecht eingebetteten Objekten auf dem Mikrotom, feste chromatische Kügelchen (sehr oft Nucleolen!) durch das Mikrotommesser aus dem Kern herausgerissen werden und an der angerissenen Kernmembran kleben bleiben, was in den ungemein geschrumpften Kernen der Goldschmidtschen Präparate viel leichter vorkommen konnte, wie das ganz entsprechend auch aus seinen Fig. 19, 22, genügend bestätigt wird. — Anderseits könnten ähnliche Befunde auf dicken und dabei etwas schief geführten Schnitten zutage treten, wenn nämlich die über dem Kern gelagerten Teile der »Chromidialfäden« mit demselben in eine Ebene des Gesichtsfeldes projiziert werden und so der Anschein hervorgerufen wird, sie treten aus dem Kerne heraus.

Ich bin fest überzeugt, daß nur solche Täuschungen auf jene Deutungen Goldschmidts »es treten aus den Kernen bisweilen chromatische Körper aus....« und auf die dies bestätigenden Fig. 5, 20 von größtem Einfluß waren. Doch bei einer dazu gebührenden Aufmerksamkeit hätte sich auch der Verfasser durch sorgfältige Drehung der Mikrometerschraube genau überzeugen können, daß seine »Chromidialstränge« mit dem Kern nicht in einer und derselben Ebene liegen und deshalb nur **scheinbar** mit dem Kerne in jener »morphologischen Beziehung« stehen.

Dazu ist noch zu bemerken, daß sich die Kerne in den vom Verfasser geschilderten Stadien »des Chromidialapparates« in tiefster Ruhe befinden; die Kerne sind nur mit Kernsaft, Lininnetz und Nucleolen ausgestattet. Es können daher die »Chromidien« nicht aus dem Kern auswandern. Anderseits konnten sich die Chromidien ebenfalls nicht im ruhenden Kern entfalten, da nach unsrer Auffassung die färbbare Substanz der Chromosomen nur aus dem flüssigen Enchylem, d. h. nach der Umbildung der Kernsubstanzen hervorgehen kann, wie dies schon Vejdovský früher betont hat.

Ich glaube auf Grund meiner eignen an den Muskel- und Darmzellen verschiedener Ascaridenarten angestellten Beobachtungen darauf genug hinweisen zu können, daß die von Goldschmidt beschriebenen »Chromidialapparate« in den betreffenden »lebhaft funktionierenden Gewebszellen« keine wirklichen »funktionellen Strukturen« darstellen, sondern nur infolge der verfehlten Konservierungsmethoden und ungenügenden Behandlungsweise der mikroskopischen Präparate hervorgerufen wurden und also als gröbste Artefakte aufzufassen sind[1].

An dieser Stelle möchte ich mir erlauben, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Fr. Vejdovský, für das allzeit freundliche Interesse und das Wohlwollen, das er mir während dieser Arbeit angedeihen ließ, meinen aufrichtigsten Dank abzustatten.

Prag, im März 1909.

Literaturverzeichnis.

1. St. Apáthy, Über die Muskelfasern von Ascaris nebst Bemerkungen über die von Lumbricus und Hirudo. Zeitschr. f. w. Mikroskopie. Bd. X. 1893.
2. — Das leitende Element in den Muskelfasern von Ascaris. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLIII. 1894.
3. — Das leitende Element des Nervensystems usw. Mitt. Zool. Stat. Neap. Bd. XII. 1897.
4. O. Bütschli, Untersuchungen über die beiden Nematoden der Periplaneta (Blatta) orientalis L. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1870.
5. — Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1873.

---

[1] Es sei mir gestattet, nur vorübergehend darauf hinzuweisen, daß die Deutungen Goldschmidts, die, wie gezeigt wurde, auf verzerrten Präparaten fußen, in verschiedenen neuesten Arbeiten günstig aufgenommen wurden. Zu denselben gehört auch das, auch in vielen andern Richtungen wenig Vertrauen erweckende siebente Kapitel des XVI. Bandes der »Ergebnisse der Anatomie usw.« von Vl. Růžička, welcher auf Grund geradeso wertloser Präparate, ohne weiteres ganz kritiklos für die Chromidien Goldschmidts Partei nimmt. Inwiefern Růžička die Ascariden überhaupt aus eigner Erfahrung und Beobachtung kennt, das, glaube ich, leuchtet schon aus seinen ersten Worten genügend klar hervor, indem er z. B. sagt (l. c. S. 591): .... »*Ascaris* ist nämlich ein Syncytium.« — Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß auch die Abbildung der Oesophaguszelle mit »Chromidien« von *Ascaris*, wie sie Růžička in Fig. 50 vorführt und als »Original« bezeichnet, nur aus der Luft gegriffen ist. — Ich habe es für meine Pflicht gehalten, auch die Arbeit Růžičkas anzuführen, bloß der Vollständigkeit wegen — sonst aber kann derselben keine Bedeutung für die Lösung unsrer Frage beigemessen werden.

6. O. Bütschli, Weitere Mitteilungen über die Struktur des Protoplasmas. Biol. Centr. Bd. X. 1890.
7. — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und die Struktur des Protoplasmas. Leipzig 1892.
8. — Über den feineren Bau der contractilen Substanz der Muskelzellen von Ascaris usw. Festschr. f. R. Leuckart. Leipzig 1892.
9. R. Goldschmidt, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Bd. XXI. 1905.
10. R. Leuckart, Die Parasiten des Menschen. Bd. II. 1876.
11. E. Rohde, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Nematoden. Zool. Beitr. herausg. v. A. Schneider. Bd. I. 1883.
12. — Muskel und Nerv. I. Ascaris. Zool. Beitr. Bd. III. 1892.
13. — Apáthy als Reformator der Muskel- und Nervenlehre. Zool. Anz. 1894.
14. Cam. Schneider, Lehrbuch d. vergl. Histologie der Tiere. Jena 1902.
15. Fr. Vejdovský, Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag 1907. Königl. böhm. Gesellschaft der Wissenschaften in Prag.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind nach den Präparaten mit dem Reichertschen Zeichenapparat auf der Höhe des Objekttisches entworfen.

Allgemeine Bezeichnungen:

ak, Stoffwechselprodukte in den Darmzellen;
c, Cuticularsaum;
cr, contr. Rinde;
cs, Ciliarsaum;
gt, Gitterkörbchen;
lm, erstarrte Lymphe;
md, Medianlinie;
nx, nutritorische Zone;
scp, Sarcoplasma;
sct, Subcuticula;
stzf, Stützfibrillen.

Tafel XXVII.

(Gegen das Original um 2/3 verkleinert.)

Fig. 1. *Ascaris megalocephala.* Querschnitt durch eine Körpermuskelzelle. Ehrlichs Hämatoxylin-Eosin. Zeiss C., Oc. 1.

Fig. 2. *Ascaris lumbricoides.* Querschnitt durch eine Körpermuskelzelle. Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Zeiss C., Oc. 1.

Fig. 3. *Ascaris megalocephala.* Längsschnitt durch eine Muskelzelle, etwas schief geschnitten, so daß zwei angeschnittene Längsfortsätze getroffen sind. Ehrlichs Hämatoxylin-Orange G. Zeiss C., Komp.-Oc. 4.

Fig. 4. *Ascaris megalocephala.* Längsschnitt durch eine Muskelzelle, nur einer von den beiden Längsfortsätzen getroffen. Nach einem Goldpräparat nach Apáthy. Zeiss C., Komp.-Oc. 4.

Fig. 5. *Ascaris semiteres.* Querschnitt durch vier Körpermuskelzellen samt Subcuticula (*sct*) und Cuticula (*cu*). Eisenhämatoxylin-Orange G. Zeiss Apochr. 2 mm. Oc. 1.

Fig. 6. *Ascaris semiteres.* Längsschnitt durch eine Muskelzelle. Toluidin-Eosin. Zeiss Apochr. 2 mm. Oc. 1.

Fig. 7. *Ascaris megalocephala.* Querschnitt durch das Darmepithel. Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Zeiss Apochr. 2 mm. Komp.-Oc. 4.

Fig. 8. *Ascaris lumbricoides.* Querschnitt durch das Darmepithel. Toluidin-Orange G. Zeiss Apochr. 2 mm. Komp.-Oc. 4.

Fig. 9. *Ascaris semiteres.* Querschnitt durch das Darmepithel. Zeiss Apochr. 2 mm. Komp.-Oc. 4.

Fig. 10. *Ascaris semiteres.* Flächenabschnitt durch den Basalteil des Darmepithels. Ehrlichs Orange G. Zeiss Apochr. 2 mm. Oc. 4.

Fig. 11. *Ascaris megalocephala.* Querschnitt durch zwei Längsfortsätze. Ehrlichs Hämatoxylin-Rubin S. Zeiss, Apochr. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 12. *Ascaris lumbricoides.* Querschnitt durch zwei Längsfortsätze. Eisenhämatoxylin-Eosin. Zeiss, Apochr. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 13. *Ascaris megalocephala.* Querschnitt durch den mittleren Teil einer Körpermuskelzelle. Nach einem Goldpräparate nach Apáthy. Leitz, Hom. Imm. 1/12. Oc. 2.

Tafel XXVIII.

(Gegen das Original um $^2/_3$ verkleinert.)

Fig. 14. *Ascaris lumbricoides.* Querschnitt durch den mittleren Teil einer Körpermuskelzelle. Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Leitz, Hom. Imm. 1/12. Oc. 4.

Fig. 15. *Ascaris megalocephala.* Querschnitt durch drei Basalteile der Muskelzellen samt einem Abschnitt von Subcuticula *sct.* Toluidin-Eosin. Leitz' Hom. Imm. 1/12. Oc. 2.

Fig. 16. *Ascaris megalocephala.* Die Anheftung der Längsfortsätze der Muskelzellen an einer Medianlinie *md.* Goldpräparat nach Apáthy. Leitz, Hom. Imm. 1/12. Oc. 2.

Fig. 17. *Ascaris megalocephala.* Querschnitt durch eine junge Muskelzelle. Ehrlichs Hämatoxylin-Eosin. Leitz, Hom. Imm. 1/12. Oc. 2.

Fig. 18. Querschnitt durch eine Muskelzelle von *Ascaris lumbricoides* in der Partie hinter dem Kern. Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Zeiss, Apochr. 2 mm, Oc. 2.

Fig. 19. *Ascaris lumbricoides.* Querschnitt durch den mittleren Teil einer Körpermuskelzelle nach einer zweistündigen Tetanisierung. Die Stützfibrillen werden in kurze Schlingen verschrumpft. Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Zeiss, Apochr. 2 mm. Oc. 1.

Fig. 20. *Ascaris lumbricoides.* Läsionen der Stützfibrillen durch ungenügende Behandlung der Präparate verursacht. Eisenhämatoxylin-Eosin. Zeiss, Apochr. 2 mm. Komp.-Oc. 4.

Über die intrapigmentären Augen der Placophoren.

Von

Dr. M. Nowikoff.

(Aus dem vergleichend-anatomischen Institut Moskau.)

Mit Tafel XXIX und 2 Figuren im Text.

Die Rückensinnesorgane verschiedener Placophoren zeigen bedeutende Unterschiede sowohl ihrer Form als auch ihrer inneren Organisation nach. Einige Species besitzen breite Ästhetenhöhlen mit zahlreichen, stark angeschwollenen Drüsenzellen, die Ästheten der andern sind ganz schmal und enthalten nur wenige bzw. gar keine typischen Drüsen. Bei gewissen tropischen Placophoren (Subfam. Toniciinae und Liolophurinae) werden einige Megalästheten in Sehorgane (extrapigmentäre Augen) umgebildet, bei andern (Subfam. Callochitoninae und Chitoninae) nehmen die Sehorgane nur einen geringen Teil des Ästheten ein.

Die letzteren Augen wurden zuerst von Thiele (90, S. 390) bei *Chiton rubicundus*[1] entdeckt. Thiele bemerkt ganz richtig, daß die Augen der genannten Form viel kleiner und einfacher gebaut sind, als die von Moseley (85) beschriebenen (d. h. extrapigmentären). Er gibt aber nur eine kurze und ungenaue Schilderung der Histologie von neuentdeckten Organen. Der Pigmentbecher ist hier sehr klein, und in seinem Innern konnte Thiele keine percipierenden Elemente wahrnehmen. Nach unten hin wird der Pigmentbecher »von einer zelligen Masse, welche vermutlich Ganglion und Retina darstellt, mit kleinen ovalen, stark gefärbten Kernen« umgeben; »durch die untere Spitze des Pigmentbechers dürfte ein lichtempfindliches Element hindurchtreten«, da hier eine Unterbrechung des Pigmentes wahrgenommen werden konnte. Der lichtbrechende Apparat soll aus einer modifizierten, bikonvex gewordenen Scheitelkappe des Ästheten bestehen. Das Auge nimmt also nach Thiele das ganze Megalästhet für sich in Anspruch, was, wie ich schon oben erwähnt habe, nicht zutreffend ist.

---

[1] Plate (99, S. 165) meint jedoch, daß Thiele »nicht den echten *Chiton rubicundus*, sondern den *Callochiton laevis*, welcher auch im Mittelmeer vorkommt, untersucht hat«.

Eine ausführlichere Beschreibung der betreffenden Organe gibt Plate in seiner »Anatomie und Phylogenie der Chitonen« (99, 01). Er bezeichnet die Augen als intrapigmentäre und findet sie bei *Callochiton laevis, puniceus* und *Chiton cumingsi*. Das Vorhandensein von ähnlichen Sehorganen vermutet er außerdem noch in den Megalästheten von *Chiton subfuscus*. In jedem intrapigmentären Auge, welches nur einen Seitenteil des Megalästheten bildet, unterscheidet Plate eine Linse, die von den Sehzellen ausgeschieden sein soll, und einige Retinazellen, welche bei *Calloch. puniceus* und *Ch. cumingsi* auch Pigment enthalten. Das Auge von *Calloch. laevis* dagegen besitzt nach Plate nur eine bzw. zwei Sehzellen, welche seitlich zu dem Augenbecher hinzutreten. Abgesehen von diesem Unterschied sollen die intrapigmentären Augen sämtlicher erwähnten Formen einander ähnlich gebaut sein. Von den extrapigmentären Placophorenaugen unterscheiden sie sich sowohl durch inneren Bau als auch durch ihre Anordnung an der Schalenoberfläche. Sie sind nämlich »ganz unregelmäßig über die Seitenfelder und die entsprechenden Teile der ersten und letzten Schale verteilt und lassen nur einen schmalen Streifen an Vorder- und Hinterrand frei« (Plate, 01, S. 506).

Im Anschluß an meine Untersuchungen über die extrapigmentären Placophorenaugen (07) war es für mich von Interesse, auch den Bau der bis jetzt verhältnismäßig wenig erforschten intrapigmentären Augen einem nochmaligen Studium zu unterwerfen. Eine Gelegenheit dazu hat mir Herr Dr. J. Thiele durch die liebenswürdige Zusendung des nötigen Materials geboten. Ich spreche ihm dafür auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus.

Material und Methoden.

Als Material für die vorliegende Untersuchung dienten mir ein *Chiton cumingsi*, ein Stück von der ersten Schale eines *Ch. subfuscus* und zwei Schalenstücke eines *Callochiton puniceus*. Die Fixierung des Materiales war leider ziemlich mangelhaft, so daß ich manche histologischen Details ganz unaufgeklärt lassen mußte. Die histologischen Elemente auf meinen Schnitten durch das Auge von *Ch. cumingsi* waren besonders undeutlich, so daß diese Schnitte mir nur zum Vergleichen dienen konnten.

Zum Anfertigen der Schnittserien dekalzinierte ich kleine Schalenstücke einige Tage lang in einer 1—2%igen Lösung von Salpetersäure in 70%igem Alkohol.

Die Flüssigkeit wurde dabei öfters gewechselt. Aus den entkalkten, ins Paraffin eingebetteten Schalenstücken lassen sich 3—5 μ dicke Schnitte ohne Schwierigkeit bereiten.

Die Färbung erfolgte zum Teil nach der Methode von Mallory, wobei die Objekte zur besseren Darstellung der Kerne vorher noch mit Boraxkarmin bzw. Safranin behandelt wurden. Sehr differente Bilder bekommt man auch nach der Färbung mit Boraxkarmin und Bleu de Lyon oder mit Hämatoxylin und Eosin.

Die Augen von Callochiton puniceus.

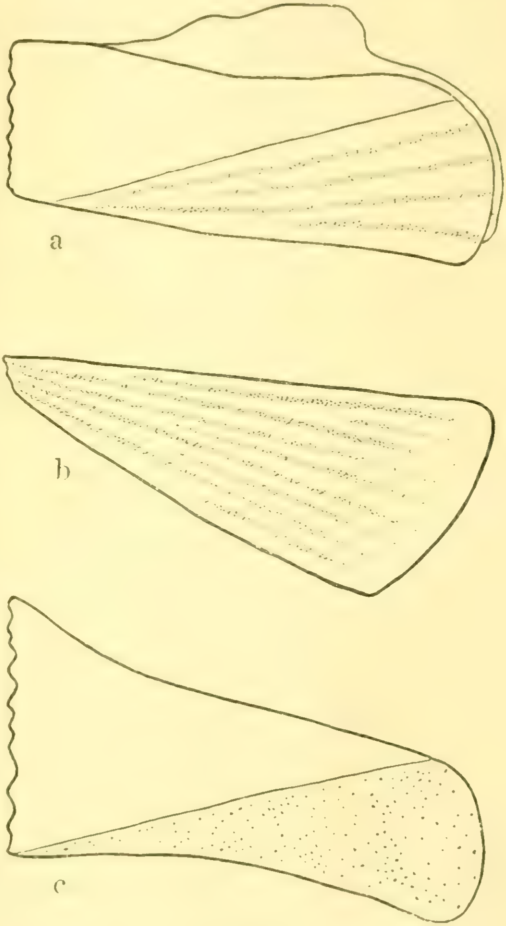
Im Gegensatz zur Behauptung Plates (99, S. 54), daß die Schalenaugen der Gattung *Chiton* ihrem Bau nach mit denen der Gattung *Callochiton* übereinstimmen, möchte ich hervorheben, daß die beiden Organe, sowohl ihrer Anordnung an der Schalenoberfläche als auch ihrer Organisation nach so bedeutende Unterschiede zeigen, daß sie voneinander unabhängig beschrieben werden sollen.

Ein leicht wahrnehmbares Unterscheidungsmerkmal der beiden Gattungen (wenigstens derjenigen Species, die mir zur Verfügung standen) bietet schon die Verteilung der Augenflecke auf der Oberfläche der Schale. Wie die beigegebene Textfig. 1 zeigt, sind die Augen von *Callochiton* über dem hinteren Dreieck jeder Schalenhälfte ganz unregelmäßig zerteilt, die Augen der beiden *Chiton*-Arten dagegen in parallelen bzw. strahlenartig verlaufenden Reihen gruppiert.

Bezüglich der Lage des intrapigmentären Schalenauges im Ästheten soll bemerkt werden, daß es (Fig. 1 *Au*) nur einen verhältnismäßig geringen Teil des letzteren in Anspruch nimmt. Es befindet sich stets an derjenigen Seite des Ästheten, welche der sog. ästhetenbildenden Kante (Fig. 1 *Aebk*) zugewendet ist. Das Megalästhet ist durch das Vorhandensein des Auges in seinem Bau sehr wenig beeinflußt. Alle seine typischen Bestandteile, wie die Sinneszellen (Fig. 2, 5 *sz*), die Drüsenzellen (*dz*), die Micrästhetenzellen (*mz*), die Füllzellen (*fz*), ebenso wie seine Scheitelkappe (*Sk*) sind sowohl bei *Callochiton* (Fig. 2) als auch bei *Chiton* (Fig. 5) unverändert geblieben. Nur die Umrisse der das Auge enthaltenden Ästhetenregion unterscheiden sich mehr oder weniger von denen der augenlosen Ästheten.

In dem Megalästheten von *Calloch. puniceus* ragt der augentragende Teil sehr stark hervor, indem die Oberfläche des Auges hier etwa parallel der Rückenfläche des Tieres (Fig. 1, 2), an der Grenze zwischen Tegmentum (*T*) und Suprategmentum (*St*) liegt. In Zusammenhang damit steht auch der Umstand, daß die über dem Auge gelegene Partie des Suprategmentums von Micrästhetenröhrchen frei bleibt, so daß die Lichtstrahlen in das Auge ganz ungehindert eintreten können.

Im inneren Bau jedes Sehorgans von *Callochiton* unterscheide ich einen Pigmentbecher (Fig. 2, 3, 4 *P*), weiter eine diesen Becher ausfüllende Masse, die ich als Glaskörper (*gk*) bezeichne, und schließlich eine linsenartige Bildung (Fig. 2, 3 *L*), welche hier jedoch kein selbständiges, von besonderen Zellen stammendes Organ darstellt, wie es in den extrapigmentären Augen und in den später zu beschreibenden intrapigmentären Augen der Gattung *Chiton* der Fall ist, sondern aus einem über dem Auge gelegenen und in den Glaskörper konvex eingedrückten Teile des Tegmentums (*T*) besteht. Mit besonderer Deutlichkeit kann man das Gesagte auf etwas schief geführten Längsschnitten durch das Auge (Fig. 3) beobachten.



Textfig. 1.

Anordnung der Augenflecke an der Oberfläche der Placophorenschalen. Vergr. etwa 8mal. *a*, Hälfte eines mittleren Schalenstückes von *Chiton cumingsi*; *b*, Teil eines vorderen Schalenstückes von *Chiton subfuscus*; *c*, Hälfte eines mittleren Schalenstückes von *Callochiton puniceus*.

Der Pigmentbecher bildet sich aus einigen cylinderförmigen Zellen (Fig. 2 *pz*), deren distalen Teile so dicht mit braunem Pigment gefüllt sind, daß man die Zellgrenzen nur kaum unterscheiden kann. Die proximalen Zellenden, welche je einen ovalen Zellkern enthalten, werden allmählich dünner und gehen schließlich in eine Faser über. Ich habe auf manchen Präparaten eine nahe Beziehung zwischen diesen

Fasern und dem im Faserstrange (Fig. 2 *Fs*) verlaufenden Nervenstamme (*N*) beobachtet, kann aber infolge eines mangelhaften Fixierungszustandes meines Materials nicht mit Sicherheit entscheiden, ob die Pigmentzellen auch als lichtpercipierende Elemente aufzufassen sind. Die Entscheidung dieser Frage ist um so schwieriger, als sämtliche Zellen eines Ästheten, welche stark in die Länge ausgezogene Umbildungsprodukte der Epidermiszellen (Fig. 1 *Ep*) darstellen, mit proximalen Fortsätzen versehen sind. Meine Vermutung, daß die Pigmentzellen auch als Sehelemente funktionieren, findet eine gewisse Bestätigung beim Vergleichen des *Callochiton*-Auges mit demselben von *Chiton subfuscus* (Fig. 5), wo die Retinazellen (*rz*) eine ähnliche Gestalt und genau dieselbe Anordnung haben, wie die genannten Pigmentzellen. Die Tatsache, daß die Retinazellen Pigment enthalten, bietet durchaus nichts befremdendes, da sie auch bei manchen andern wirbellosen Tieren, so z. B. in den Komplexaugen von Branchiopoden (Nowikoff, 05) festgestellt wurde.

Schon Plate (99, S. 171) hat darauf aufmerksam gemacht, daß der Pigmentbecher von *Callochiton laevis* von einer seitlichen Spalte durchbrochen wird. Bei *Calloch. puniceus* beobachte ich immer eine Öffnung an der äußeren, d. h. der ästhetenbildenden Kante zugewendeten Seite des Pigmentbechers. Die runde bzw. ovale Öffnung ist sowohl auf Längs- (Fig. 2, 3) als auch auf Querschnitten (Fig. 4) durch das Auge ohne Schwierigkeit zu erkennen. Sie kommt dadurch zustande, daß eine große Zelle (Fig. 2, 3, 4 *zz*) sich zwischen die Pigmentzellen hineinschiebt und in das Innere des Bechers ihre fadenförmigen Fortsätze sendet, aus welchen der Glaskörper (*gk*) gebildet wird. Plate, der diese Zelle ebenfalls (allerdings nur bei *Calloch. laevis* und nicht bei *Calloch. puniceus*) beobachten konnte, schreibt ihr eine lichtpercipierende Rolle zu. Als Beweise für eine solche Annahme können eventuell nur die ansehnlichere Größe der Zelle im Vergleich mit andern, sie umgebenden Zellen und ihre Fortsetzung in eine der Fasern des Faserstranges dienen. Doch ist das letztere Merkmal, wie gesagt, für sämtliche Ästhetenzellen charakteristisch, bezüglich des zweiten Merkmales kann es bemerkt werden, daß die Drüsenzellen, welche keine Sinnesfunktion besitzen, alle übrigen Ästhetenzellen jedoch ihrer Größe nach bedeutend übertreffen. Nach der Analogie mit den extrapigmentären Schalenaugen, welche ich wegen ihres besseren Fixierungszustandes genauer erforschen konnte (Nowikoff, 07), halte ich die betreffende große Zelle für eine Zwischenzelle, deren Aufgabe nur darin bestehen soll, die fadenförmigen Fortsätze zum Aufbau des Glaskörpers zu liefern. Ich muß gestehen, daß zwischen äußerst mannigfaltigen Sehorganen der niederen Tiere auch solche vorhanden sind, wo die Fortsätze der Sehzellen das Innere des Pigmentbechers ausfüllen, wie es z. B. bei *Planaria gonocephala* (Hesse, 08, S. 10, Fig. 6) der Fall ist. Die Annahme jedoch, daß die den Becher von *Callochiton* ausfüllenden Zellfortsätze zur Lichtperception dienen, kann ich kaum für richtig halten. Dem widerspricht zuerst die obenerwähnte Analogie der großen Zelle mit den Zwischenzellen von extrapigmentären Augen, und zweitens ist es ziemlich unwahrscheinlich, daß in einem komplizierten, aus mehreren Zellen bestehenden Auge nur eine einzige Zelle als Retina funktioniere.

Es war für mich unmöglich, die Entwicklungsgeschichte der *Callochiton*-Augen zu verfolgen, da das zarte Gewebe der ästhetenbildenden Kante auf meinen Präparaten am meisten beschädigt wurde. In den eben ausgebildeten Megalästheten, welche noch ganz nahe am Schalenrande liegen (Fig. 1), sind die Augen (*Au*) schon vollständig differenziert und in vollem Maße mit Pigment versehen. Der letztere Umstand tritt übrigens auch bei Betrachtung der Schalenoberfläche mit schwächeren Vergrößerungen hervor; man findet hier Augenflecke (Textfig. 1 *c*) auch ganz dicht am Schalenrande.

Die Art der Innervierung von Augen und Megalästheten ist bei *Callochiton puniceus* durchaus ähnlich derjenigen, welche ich früher (07) bei andern Placophoren (*Tonicia*, *Acanthopleura*, *Chiton olivaceus*) beschrieben habe. Die Nervenfasern, die sowohl von den Sehzellen, als auch von den Sinneszellen des Megalästheten entspringen, vereinigen sich in einen mitten im Faserstrange ziehenden Stamm (Fig. 2 *N*). Der Nerv nimmt seinen Ursprung also von früheren Epidermiszellen, deren proximale Partien fadenförmig ausgezogen werden und eine fibrilläre Umwandlung (ihrer Länge nach) erfahren. Einige solcher Nervenstränge durchbrechen, nachdem sie die Epidermis (Fig. 1 *Ep*) erreichen, die Basalmembran und vereinigen sich (Fig. 1 *e*) mit größeren, im Bindegewebe (*Bg*) verlaufenden Nervenstämmen (*N*), welche ihrerseits vermutlich in den Pallioviszeralstrang eintreten, wie es für andre Placophoren von Blumrich (91), Plate (01) und mir (07, S. 181) gezeigt wurde.

Die Nerven andrer Faserstränge biegen sich in die Epidermis um und treten hier in eine Verbindung mit Nervensträngen, welche die Epidermislage horizontal durchsetzen und ein Umbildungsprodukt der reihenweise angeordneten Epithelzellen darstellen. Ich gehe hier auf den Prozeß der Nervenbildung nicht näher ein, da ich ihn schon in meiner Abhandlung über die extrapigmentären Augen (07, S. 182, 3, Fig. 20) ausführlich beschrieben habe. Man beobachtet in diesem Falle ebenfalls eine Umwandlung der Epidermiszellen in die Nerven, jedoch nicht der Länge, wie in den Fasersträngen, sondern der Breite der Zellen nach. Die epithelialen Nervenstränge liegen entweder in der Mitte der Zellen (Fig. 1 N^1 unten) als Differenzierungsprodukte eines kleineren oder größeren Teiles Zellplasma, oder zwischen den Epidermiszellen in Form von besonderen Stämmen (Fig. 1 N^1 oben), nachdem das ganze Protoplasma der betreffenden Zellreihe in Nervenfasern umgebildet wird. Die beschriebenen epithelialen Stränge gehen schließlich ebenfalls in die subepithelialen Nerven (Fig. 1 *N*) über.

Die Augen von Chiton subfuscus und cumingsi.

Die Vermutung Plates, daß die Schalenaugen von einfachster Form auch dem *Chiton subfuscus* zukommen (99, S. 67), ist durch meine Untersuchung vollkommen bestätigt worden. Es ist auch ganz richtig, daß diese Augen (Fig. 5) denjenigen von *Chiton cumingsi* (Fig. 8) sehr ähnlich sind. Doch weicht die Organisation der beiden Organe von der der vorher beschriebenen *Callochiton*-Augen in manchen Punkten erheblich ab.

Wir haben schon gesehen, daß das Vorhandensein des Auges einen gewissen Einfluß auf die Form des betreffenden Ästheten von *Calloch. puniceus* ausübt, indem die lichtaufnehmende Augenfläche dort etwa an der Grenze von Suprategmentum und Tegmentum liegt. Die Schalenaugen der Gattung *Chiton* sind ihrer Lage nach von der genannten Grenze vollständig unabhängig. Es gibt Augen, die zwischen den beiden Schalenlagen (Fig. 8), und auch solche, die tief im Tegmentum (*T*) eingelagert sind (Fig. 5). Das Tegmentum dient hier niemals zur Bildung eines lichtbrechenden Apparates, und das Auge besitzt eine selbständige Linse (Fig. 5, 8 *L*), welche zur Schalenoberfläche mehr oder weniger schräg gestellt wird. Darum ist die Gestalt der Megalästheten hier durch das Vorhandensein der Augen sehr wenig beeinflußt. Anderseits sind die Augen der Gattung *Chiton* (Fig. 5, 8) viel ärmer an Pigment (*P*) als die von *Callochiton* (Fig. 2 *P*). Aus den beiden letzterwähnten Umständen wird es begreiflich, daß die *Chiton*-Augen viel schwieriger nachweisbar sind.

Im schlanken, nur wenige Drüsenzellen enthaltenden Megalästheten von *Ch. subfuscus* (Fig. 5) nimmt das Auge eine längliche Gestalt an. Vom übrigen Inhalt des Ästheten wird es durch eine Pigmenthülle (*P*) abgetrennt, welche aus besonderen Zellen (*pz*) mit den in diesen eingeschlossenen, braunen, runden Pigmentkörnchen verschiedener

Größe besteht. Die Pigmentzellen scheinen den Füllzellen vollkommen identisch zu sein. Nicht selten findet man, daß die gewöhnlichen, in Ästheten bzw. in Fasersträngen (Fig. 5 *Fs*) liegenden Füllzellen (*fz*¹) ebenfalls mit Pigment versehen werden. Man kann zuweilen auch vollständig augenlose Megalästheten mit einigen pigmentierten Füllzellen beobachten.

Im Sehorgan selbst unterscheide ich zwei typische Bestandteile: eine Retina (Fig. 5 *rz*) und eine Linse (*L*). Die Retinazellen sind nicht zahlreich. Auf einem und demselben Längsschnitt gelingt es selten, mehr als drei bis vier Zellen zu unterscheiden. Sie sind bei *Ch. subfuscus* (Fig. 5 *rz*) ziemlich lang, cylinderförmig und enthalten in ihrem proximalen Teile je einen ovalen Zellkern. Ihr Protoplasma ist gewöhnlich ganz frei von Pigment und zeigt eine deutliche Längsstreifung. Die proximalen Fortsätze dieser Zellen, die Nervenfasern, verlaufen von Anfang an einzeln zwischen den Pigmentzellen (Fig. 6) und sind deswegen sehr schwer nachweisbar. Erst unterhalb der Pigmentmasse sammeln sie sich alle zusammen, vereinigen sich mit den Nerven der Megalästhetensinneszellen (Fig. 5 *sz*) und bilden auf diese Weise einen im Faserstrange ziehenden Nervenstamm (*N*).

Eine bemerkenswerte Modifizierung erfahren die Sehzellen an ihren distalen, der Linse zugewendeten Enden. Die letzteren (Fig. 5, 6 *rz*) sind gewöhnlich zugespitzt, dunkler färbbar und erscheinen in Form kurzer Fortsätze, welche in die Linse (*L*) mehr oder weniger tief eindringen (Fig. 6 *zpf*). Ich war nicht imstande, irgendwelche feinere Struktur in den Fortsätzen zu konstatieren. Das Vorhandensein dieser Fortsätze verleiht den Zellen eine auffallende Ähnlichkeit mit den Zapfenzellen der Retina von Wirbeltieren.

Der lichtbrechende Apparat im Auge von *Ch. subfuscus* besteht aus einer der Retina unmittelbar aufliegenden bikonvexen Linse (Fig. 5 *L*). Die Struktur der letzteren ist körnig; ihre mittlere Region ist dunkler tingierbar, dementsprechend wohl auch dichter und stärker lichtbrechend als ihre äußere Schicht. Die Retinazellen umgeben jedoch nicht die ganze innere Oberfläche der Linse. Sie liegen nur etwa der unteren Hälfte dieser Oberfläche an (Fig. 5); die andre Hälfte der letzteren steht unmittelbar mit Pigmentzellen in Berührung.

An vollständig entwickelten Augen gelingt es nur selten zu beobachten, daß das untere Linsenende sich in eine Faser fortsetzt, welche mit den übrigen Fortsätzen der Ästhetenzellen in den Faserstrang einzutreten scheint. An der Übergangsstelle der Linse in die Faser kann man zuweilen auch einen, obgleich nicht sehr deutlichen Zellkern nachweisen. Viel bequemer lassen sich die diesbezüglichen Bilder in den noch nicht ganz differenzierten Augen studieren (Fig. 7). Die Entwicklung des Auges geht in der Weise vor sich, daß zuerst in einem schon vollkommen ausgebildeten Megalästheten eine am Rande liegende Zelle zu schwellen beginnt (Fig. 7 *lz*). Sie wird dadurch einer Drüsenzelle ähnlich, mit dem Unterschiede jedoch, daß sie keinen distalen Fortsatz wie die letztere besitzt; ihr distales Ende wird abgerundet (Fig. 7 *L*). Das ist die spätere Linse, welche hier also von einer besonderen Zelle gebildet wird. Ebenso wie die übrigen Ästhetenzellen behält auch sie ihren proximalen Fortsatz, der im erwachsenen Zustand zwischen den Retina- und Pigmentzellen mehr oder weniger versteckt liegen kann. Erst später, nach vollkommener Ausbildung der Linse, beginnt die Differenzierung der Sehzellen und die Bildung des Pigmentes. Darum sieht man an der Oberfläche der Schale (Textfig. 1 *b*) die ersten Augenflecke ziemlich weit vom Schalenrand entfernt liegen.

Das Auge von *Ch. cumingsi*, von welchem ich wegen des schlechteren Fixierungszustandes nur ein recht mangelhaftes Bild entwerfen konnte (Fig. 8), scheint in seinen Grundzügen dem eben beschriebenen *Chiton*-Auge durchaus ähnlich zu sein. Die Linse (*L*), welche auf den meisten Längsschnitten durch das Auge wie ein heller Hohlraum aussieht, besitzt dieselbe bikonvexe bzw. ovale Gestalt. Die Sehzellen (*rz*) umgreifen einen Teil der inneren Linsenoberfläche. Sie scheinen kürzer als bei *Ch. subfuscus* zu sein und besitzen keine zapfenförmigen Fortsätze. Die Pigmentzellen (*pz*), welche hier recht wenig Pigmentkörnchen enthalten, umhüllen die von den Sehzellen freie, innere Fläche der Linse und liegen außerdem unterhalb der Retina.

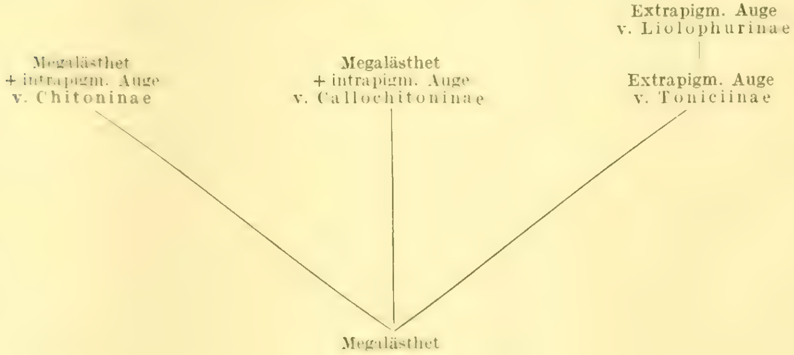
Die Entwicklungsgeschichte des Auges von *Ch. cumingsi* konnte ich nicht verfolgen. Es läßt sich aber vermuten, daß sie hier etwas anders als bei *Ch. subfuscus* verläuft, da die Pigmentflecke an der Oberfläche der Schalenstücke (Textfig. 1 *a*) schon unmittelbar vom Rand der letzteren beginnen.

Vergleichende Bemerkungen.

Das Studium der Placophorenaugen liefert ein schönes Beispiel dafür, wie ein und dasselbe Organ bei nahe verwandten Formen auf ganz verschiedenen Wegen zustande kommen kann. Sowohl die extra- als auch die intrapigmentären Augen sollen eine und dieselbe Funktion haben. Ihrem Bau nach kann man ihnen nur ein Unterscheidungsvermögen zwischen Licht und Schatten zuschreiben. Ich bin mit

Plate (01, S. 506) ganz einverstanden, daß die Aufgabe der Schalenaugen nur darin besteht, die Trübung des umgebenden Wassers zu erkennen, »um dadurch die Tiere von solchen Regionen fern zu halten, in denen das Wasser durch Sand oder andre Schmutzteilchen verunreinigt ist«.

Das Vergleichen der histologischen Elemente der drei Augenformen von Placophoren zeigt jedoch eine große Verschiedenheit derselben und erlaubt kaum irgendwelche phylogenetischen Schlüsse zu ziehen. Obgleich die intrapigmentären Augen viel einfacher als die extrapigmentären gebaut sind, dürfen sie doch nicht für genetisch primitive Organe, aus welchen die extrapigmentären Augen sich entwickeln könnten, gehalten werden. Ebensowenig genetischen Zusammenhang vermochte ich zwischen den beiden vorher beschriebenen Typen der intrapigmentären Augen nachzuweisen. Ich komme daher zum Schlusse, daß alle drei Formen der Sehorgane von Placophoren ganz unabhängig, wenngleich aus einem und demselben Material (Zellen der Megalästheten), entstanden sind. Die Textfig. 2 soll meine obige Vermutung anschaulich machen. Die drei Typen von Schalenaugen erscheinen hier als drei voneinander unabhängige Strahlen, welche von einer gemeinsamen Wurzel, dem Megalästheten, stammen. Nur die Augen von Liolophurinen können als etwas mehr kompliziert gewordene Toniciinenaugen betrachtet werden.



Textfig. 2.

Zur Erläuterung des Gesagten will ich in nachfolgenden Zeilen die einzelnen Bestandteile verschiedener Schalenaugen miteinander vergleichen.

Der Pigmentapparat ist in allen drei Augenformen ganz verschieden. In extrapigmentären Augen wird das Pigment von besonderen

Zellen in die Schalensubstanz ausgeschieden, so daß man hier keine pigmentierten Zellen findet. Das Pigment bei *Callochiton* liegt in Form eines scharf konturierten Bechers in den Zellen, welche höchstwahrscheinlich auch eine lichtpercipierende Funktion erfüllen. In Augen der Gattung *Chiton* schließlich treffen wir eine verhältnismäßig geringe Menge Pigmentkörnchen, welche hier ziemlich zerstreut, nicht nur in den die Retina und die Linse umhüllenden, sondern auch in den weiter vom Auge entfernten Füllzellen liegen.

Etwas mehr Vergleichspunkte liefert uns die Retina der Schalenaugen. Bei *Chiton* besteht sie ausschließlich aus Sehzellen, bei *Callochiton* wird die Lage der letzteren von einer einzigen Zwischenzelle durchbrochen; bei der Subfamilie Toniciinae finden wir schon mehrere Zwischenzellen, und schließlich im Auge von *Schizochiton* (Vertreter der Subfam. Liolophurinae) sind die Zwischenzellen etwa ebenso zahlreich wie die Sehzellen. Ein gemeinsames Merkmal aller Zwischenzellen bilden ihre distalen Fortsätze, die sie ins Innere des Auges zur Bildung eines Glaskörpers senden. Viel mannigfaltiger sind die Sehzellen verschiedener Schalenaugen gebaut. So sind die Sehzellen der extrapigmentären Augen mit mehr oder weniger deutlichen Binnenkörpern versehen. In den Augen der Subfamilie Callochitoninae scheinen die Pigmentzellen die Rolle der Sehzellen zu spielen; außer Pigment enthalten sie keine besonderen specifischen Bestandteile. Die Sehzellen der Subfamilie Chitoninae werden, wie gesagt, durch eigenartige, zapfenförmige Fortsätze charakterisiert.

Die zur Konzentrierung der Lichtstrahlen dienende Linse kann in sämtlichen Placophorenaugen nachgewiesen werden, doch ist sie hier sowohl ihrer Struktur als auch ihrer Entwicklung nach äußerst mannigfaltig. In extrapigmentären Augen wird sie von anorganischen Salzen imprägniert und zeigt eine große Ähnlichkeit mit einem Sphärokristall. Sie entsteht als Ausscheidungsprodukt einer bzw. einiger Zellen und kann als ein dem kalkigen Teil des Placophorenstachels homologes Gebilde betrachtet werden. Die Linse bei *Chiton* stellt, wie gesagt, eine modifizierte Drüsenzelle dar und enthält wohl keine anorganischen Salze. Im Auge von *Callochiton* endlich wird die lichtbrechende Funktion von einem abgesonderten Teile des Tegmentums übernommen.

Moskau, im April 1909.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

91. J. Blumrich. Das Integument der Chitonen. Diese Zeitschr. Bd. LII.

08. R. Hesse. Das Sehen der niederen Tiere. Jena.

85. H. N. Moseley. On the presence of eyes in the shell of certain Chitonidae and on the structure of these organs. Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. XXV.

05. M. Nowikoff. Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIX.

07. — Über die Rückensinnesorgane der Placophoren nebst einigen Bemerkungen über die Schale derselben. Ebenda Bd. LXXXVIII.

99. L. H. Plate. Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Teil B. Zoolog. Jahrbücher. Supplem. IV.

01. — Desgl. Teil C. Ebenda. Supplem. V.

90. J. Thiele. Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XLIX.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen:

Aebk, ästhetenbildende Kante;
Au, Auge;
Bg, Bindegewebe;
Bl, Blutlacune;
Cut, Cuticula;
dz, Drüsenzelle;
e, Stelle, wo der Ästhetennerv in das Bindegewebe eintritt;
Ep, Epidermis;
Fs, Faserstrang;
fz, fz^1, Füllzellen;
gk, Glaskörper;
L, Linse;
lz, Linsenzelle;
M, Muskel;
Meg, Megalästhet;
Mic, Micrästhet;
mz, Micrästhetenzelle;
N, N^1, Nerv;
P, Pigment;
pz, Pigmentzelle;
rz, Sehzelle;
Sk, Scheitelkappe;
St, Suprategmentum;
sz, Sinneszellen;
T, Tegmentum;
zpf, zapfenförmiger Fortsatz der Sehzelle;
zz, Zwischenzelle.

Tafel XXIX.

Alle Figuren sind mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates (Mikroskop von Zeiss) entworfen. Fig. 1 ist etwa 180mal (Obj. C, Oc. 3), alle übrigen Figuren etwa 500mal (Obj. 2 mm, Oc. 4) vergrößert.

Fig. 1. *Callochiton puniceus.* Teil eines Querschnittes. Schalenrand und ästhetenbildende Kante. Hämatoxylin, Eosin.

Fig. 2. *Callochiton puniceus.* Längsschnitt durch ein Ästhet mit einem Schalenauge. Hämatoxylin, Eosin.

Fig. 3. *Callochiton puniceus.* Schräger Längsschnitt durch ein Ästhet mit einem Schalenauge. Safranin, Mallory.

Fig. 4. *Callochiton puniceus.* Querschnitt durch ein Ästhet mit einem Schalenauge. Boraxkarmin, Bleu de Lyon.

Fig. 5. *Chiton subfuscus.* Längsschnitt durch ein Ästhet mit einem Schalenauge. Boraxkarmin, Mallory.

Fig. 6. *Chiton subfuscus.* Zwei Sehzellen und ein Teil der Linse. Boraxkarmin, Mallory.

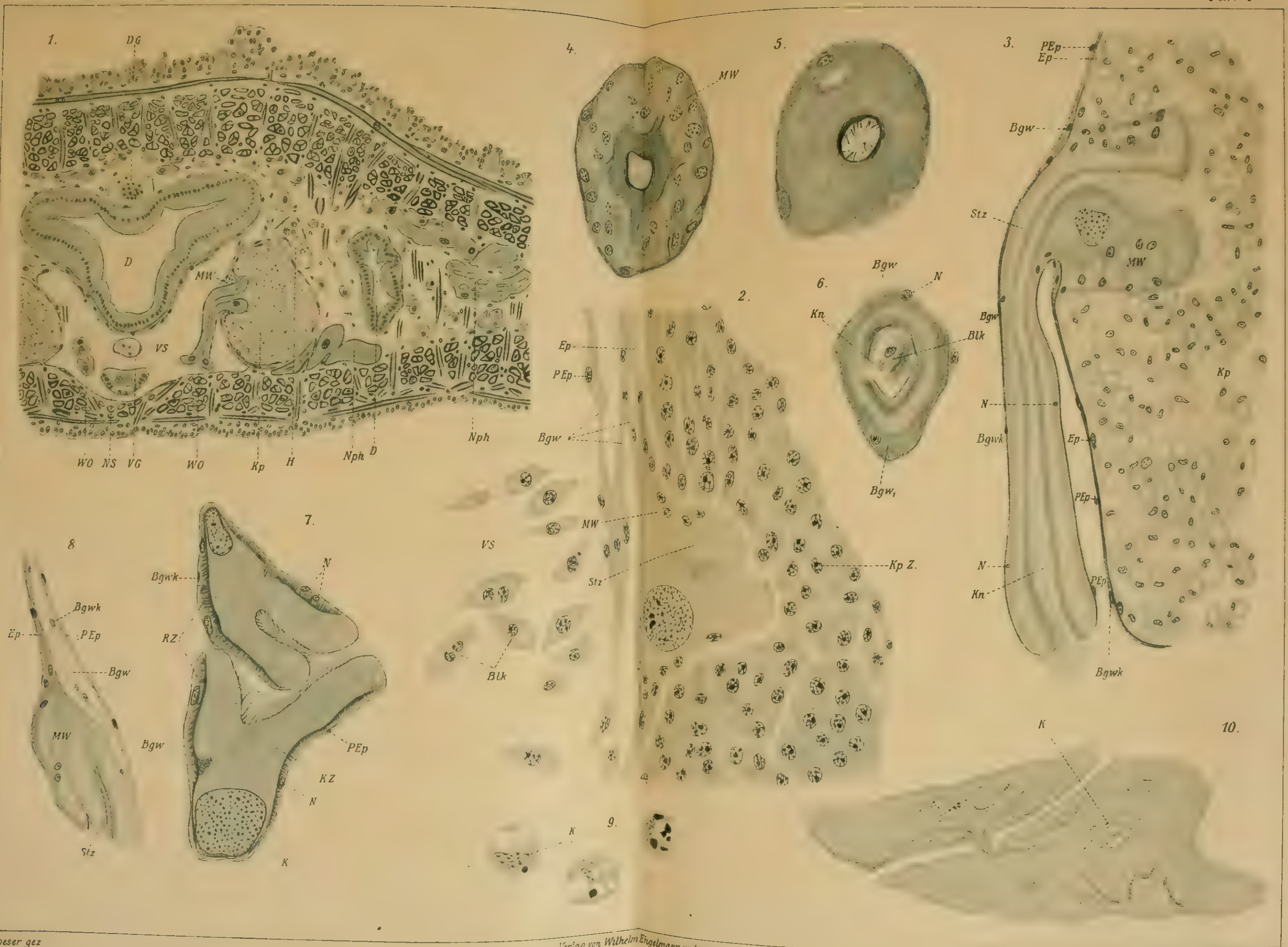
Fig. 7. *Chiton subfuscus.* Längsschnitt durch ein Ästhet mit einem jungen, noch nicht vollständig ausgebildeten Schalenauge. Boraxkarmin, Bleu de Lyon.

Fig. 8. *Chiton cumingsi.* Längsschnitt durch ein Ästhet mit einem Schalenauge. Boraxkarmin, Bleu de Lyon.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. XCIII

Taf. I

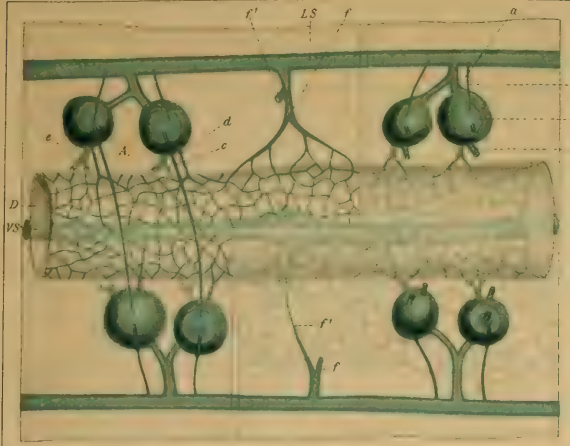

1.
DG
D
MW
VS
WO
NS
VG
WO
Kp
H
Nph
D
Nph
4.
MW
5.
3.
PEp
Ep
Bgw
Stz
MW
Bgw
Kp
N
Bgwk
Ep
PEp
N
Kn
PEp
Bgwk
6.
Bgw
N
Kn
Blk
Bgw₁
2.
Ep
PEp
Bgw
MW
VS
Stz
Kp Z.
Blk
7.
8
Bgwk
N
Bgwk
Ep
PEp
RZ
Bgw
MW
Bgw
PEp
KZ
N
Stz
K
9.
K
10.
K

Loeser gez.

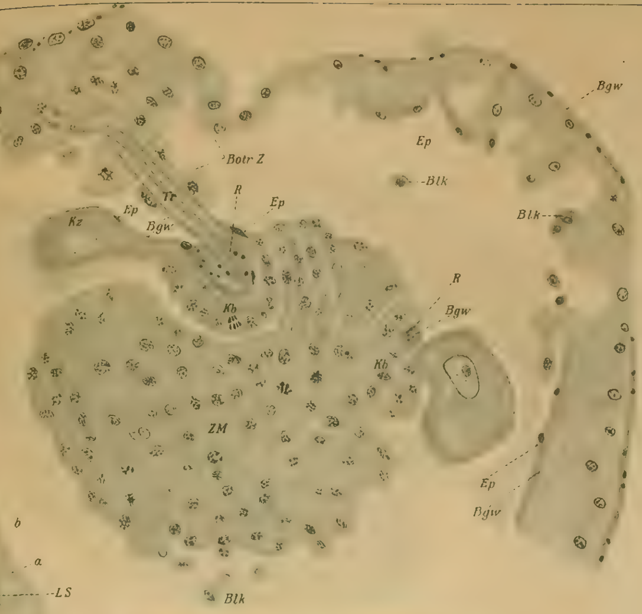
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

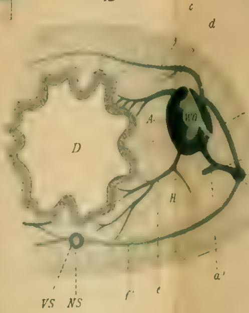
11.


f'
LS
f
a
b
WO
d
d
c
e
A.
D
VS
f'
f

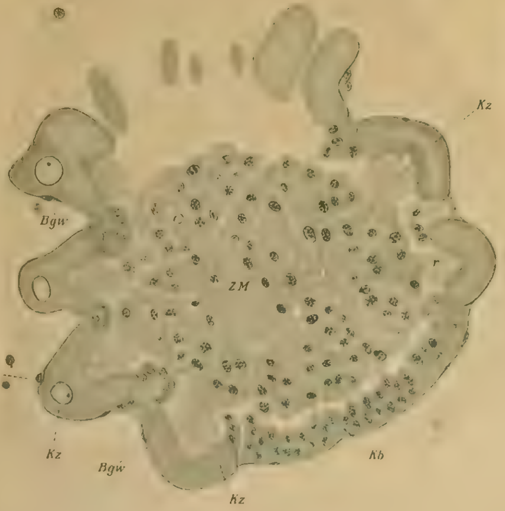
13


Bgw
Ep
Botr Z
Blk
Tr
R
Ep
Kz
Ep
Bgw
Blk
Kb
R
Bgw
Kb
ZM
Ep
Bgw
Blk

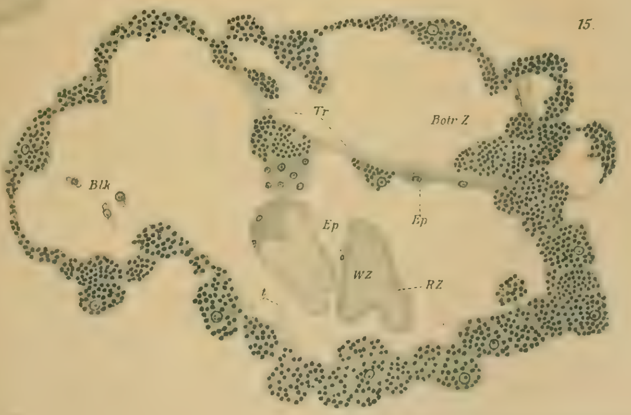
12


c
d
b
a
D
A
WO
H
LS
VS
NS
f'
e
a'

14.


Kz
Bgw
ZM
r
Ep
Kz
Bgw
Kb
Kz

15.

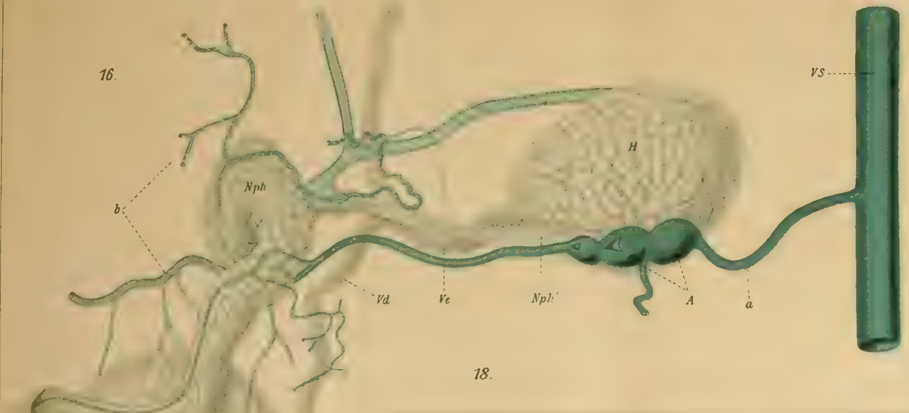

Tr
Botr Z
Blk
Ep
Ep
WZ
RZ

Loeser gez.

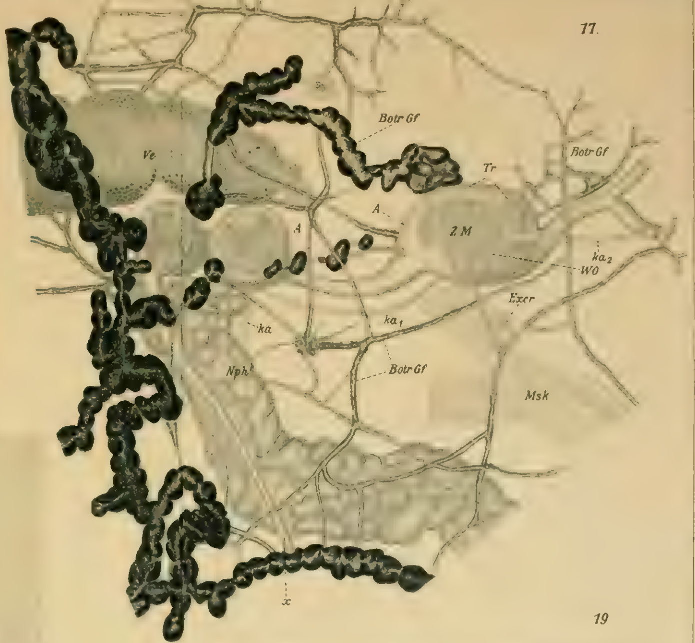
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

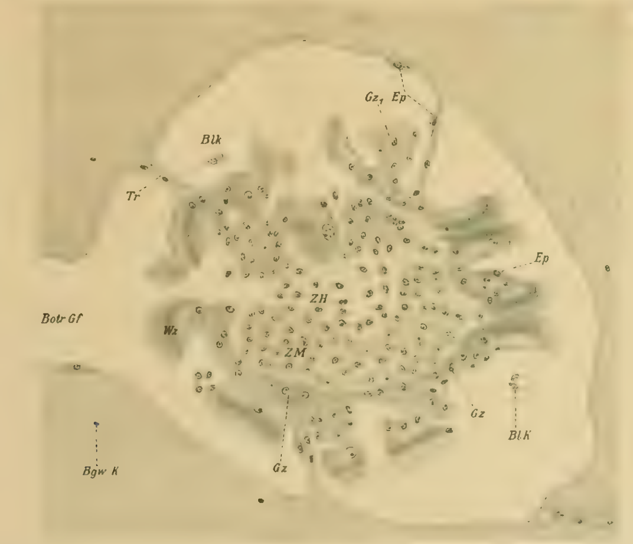
16.


b
Nph
H
VS
Vd
Ve
Nph'
A
a
Nph
EB

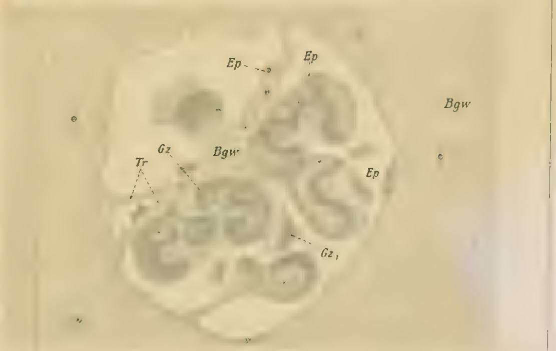
17.


Ve
Botr Gf
Tr
Botr Gf
A
A
ZM
ka_2
WO
Excr
ka
ka_1
Nph'
Botr Gf
Msk
x

18.


Gz_1 Ep
Blk
Tr
Ep
ZH
Botr Gf
Wz
ZM
Gz
Blk
Bgw K
Gz

19


Ep
Ep
Bgw
Gz
Tr
Bgw
Ep
Gz_1

Loeser del.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

Fig. 1

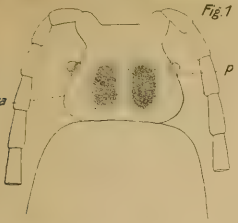


Fig. 2

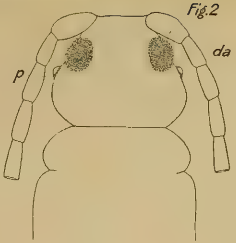


Fig. 3

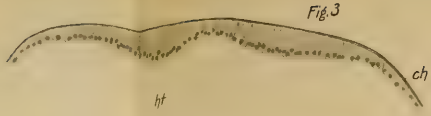


Fig. 4

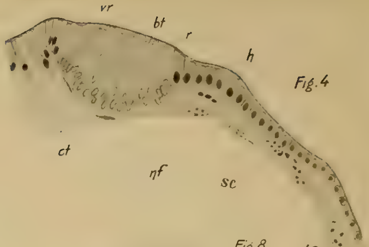

vr
bt
r
h
ct
nf
sc
ga

Fig. 5

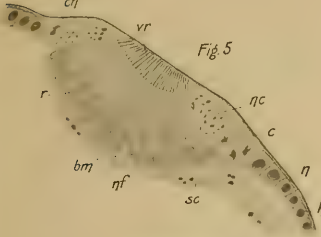

ch
vr
r
nc
c
bm
nf
n
sc
h

Fig. 6

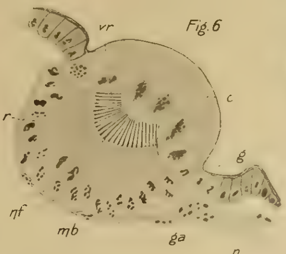

vr
c
r
g
nf
mb
ga
n

Fig. 7

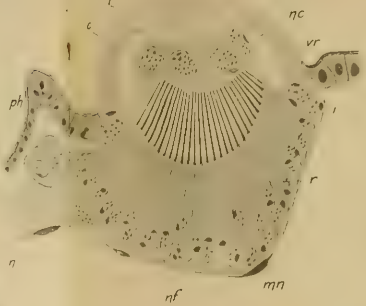

l
c
nc
vr
ph
r
n
nf
mn

Fig 8

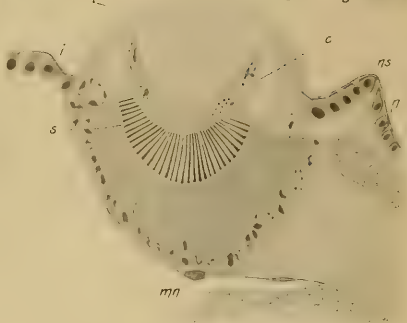


Fig. 9

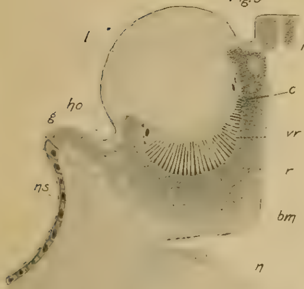

l
i
c
ho
g
vr
r
ns
bm
n
cg

Fig. 7a

Fig. 10

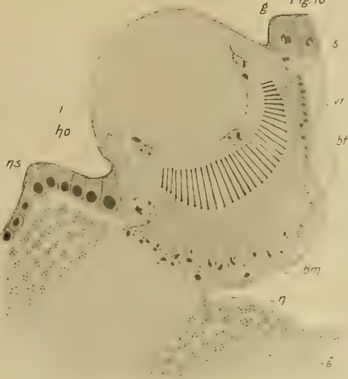

g
s
vr
bt
l
ho
ns
bm
n
g

Fig. 11

Fig. 14

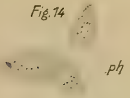


Fig. 12

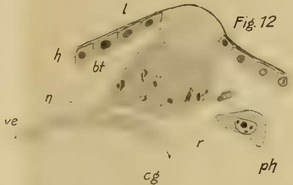

l
h
bt
n
ve
r
cg
ph

Fig. 13

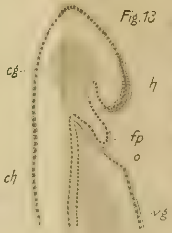

cg
h
fp
o
ch
vg

Fig. 15

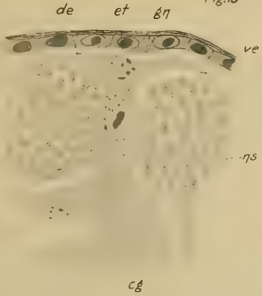
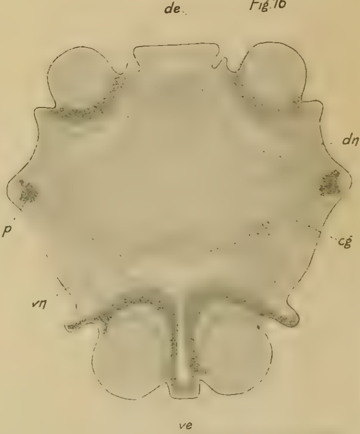

de
et
gn
ve
ns
cg

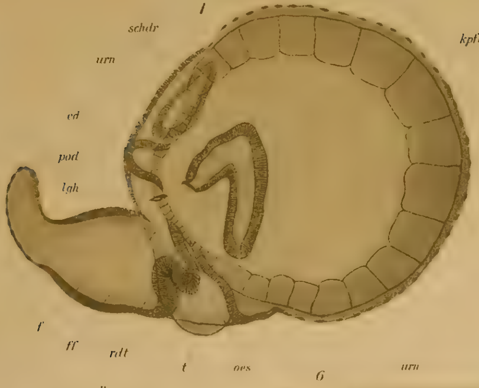
Fig. 16


de
dn
p
cg
vn
ve

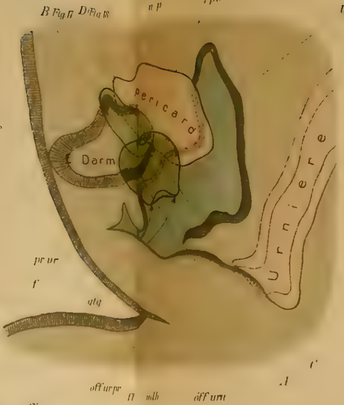
F. H. K. del.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

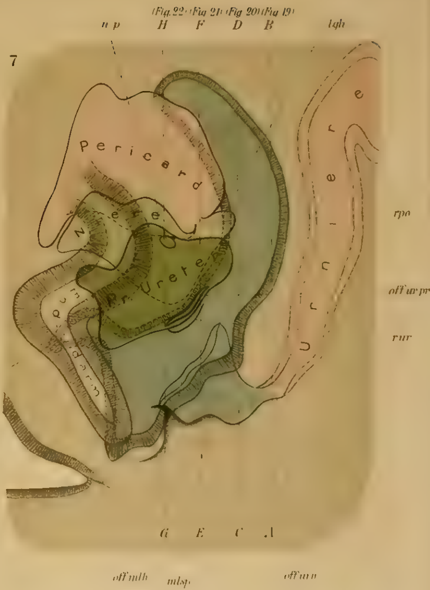
1


schdr
urn
ed
pod
lgh
kpfbl
f
ff
rdt
t
oes
p

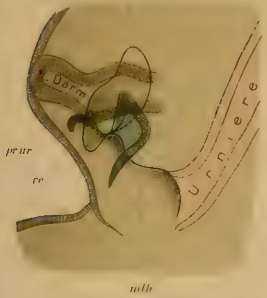
4


B Fig 17
D Fig 18
n p
rpo
lgh
re
Pericard
Darm
Urniere
pr ur
f
gtg
off ur pr
ff
mlh
off urn
A
C

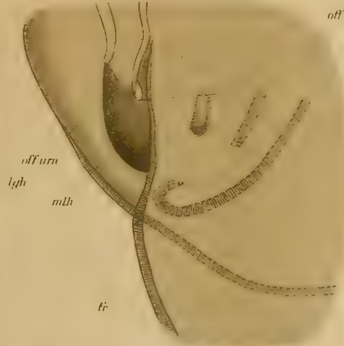
7


(Fig. 22)
(Fig 21)
(Fig 20)
(Fig 19)
n p
H
F
D
B
lgh
Pericard
Niere
Pr. Urete
Urniere
rpo
off ur pr
r ur
gtg
f
G
E
C
A
off mlh
mlsp
off urn

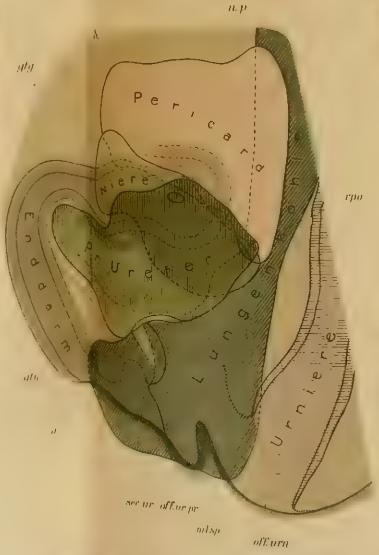
2


Darm
Urniere
pr ur
re
mlh

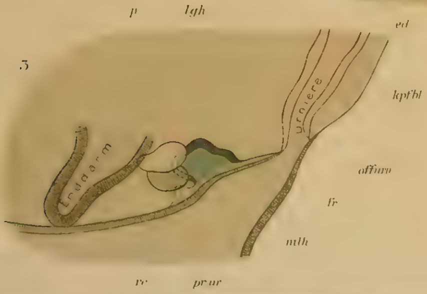
6


urn
lgh
off urn
lgh
mlh
fr

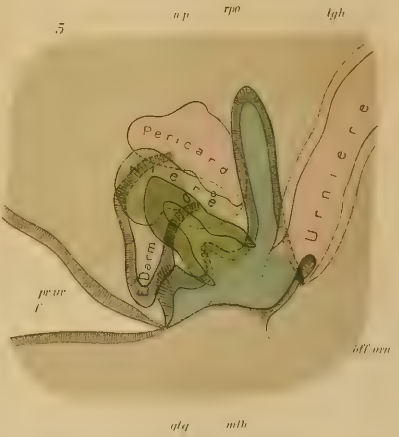
8


n p
gtg
Pericard
Niere
Pr. Ureter
Enddarm
Lungenhöhle
Urniere
rpo
a
sec ur
off ur pr
mlsp
off urn

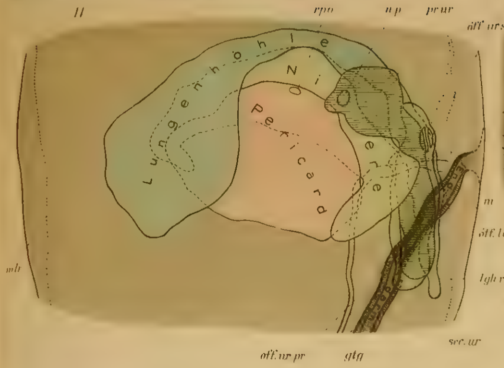
3


p
lgh
ed
kpfbl
Enddarm
Urniere
off urn
fr
mlh
re
pr ur

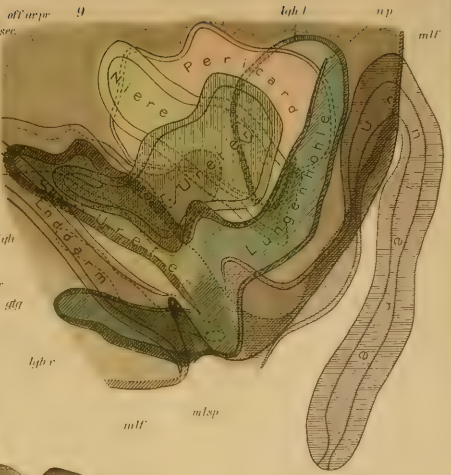
5


n p
rpo
lgh
Pericard
Niere
Darm
Urniere
pr ur
f
off urn
gtg
mlh

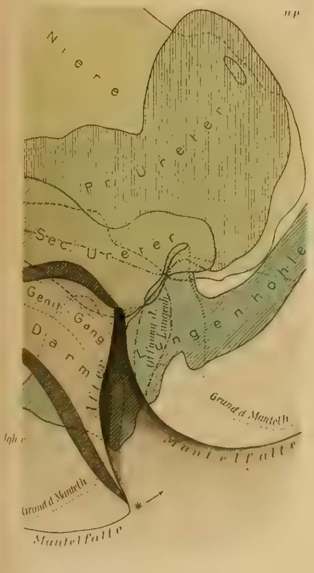
11


rpo
np
pr ur
öff ur sec
Lungenhöhle
Niere
Pericard
mlr
m
öff lgh
lgh r
gtg
sec ur
öff ur pr
gtg

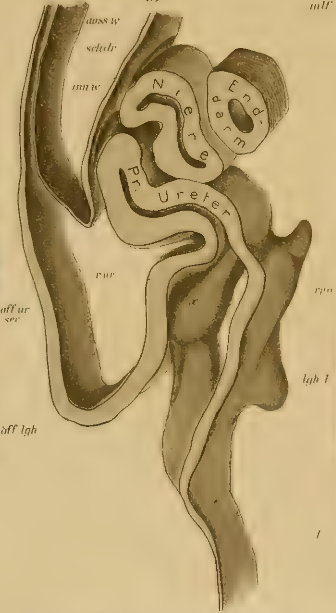
9


öff ur pr
lgh l
np
mlf
Pericard
Niere
Ureter
Lungenhöhle
Enddarm
Ureter
Urniere
lgh r
mlsp
mlf

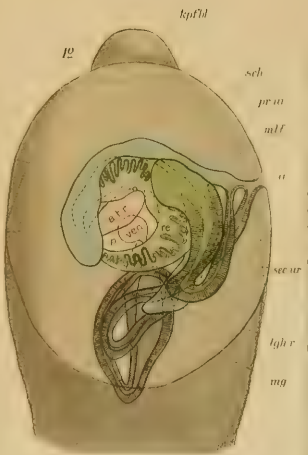
10


np
Niere
Pr. Ureter
Sec. Ureter
Lungenhöhle
Genit. Gang
Darm
Öffnung d. Lungenh.
Grund d. Mantelh.
Mantelfalte
lgh r
Grund d. Mantelh.
Mantelfalte

13

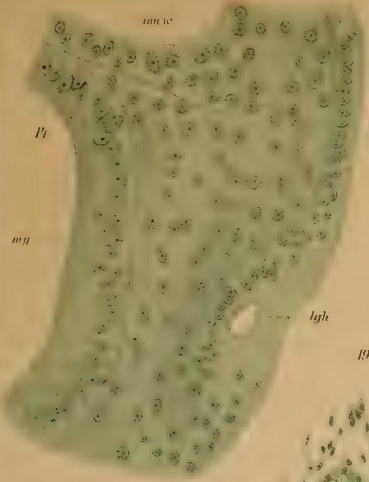

auss w
schdr
inn w
Niere
Enddarm
Pr. Ureter
r ur
öff ur sec
rpo
lgh l
öff lgh

12

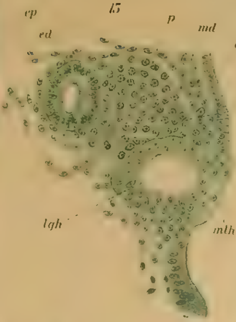

kpfbl
sch
pr ur
mlf
a
atr
ven
re
n
sec ur
lgh r
mg

Wilhelm Engelmann

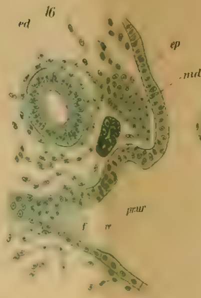
14



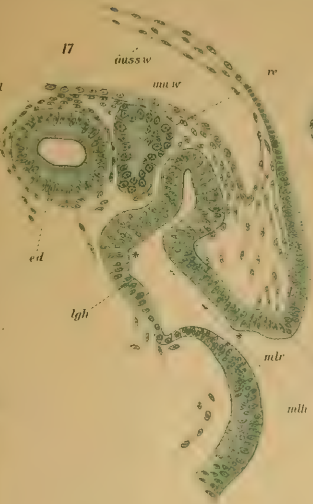
15


ep
ed
p
md
ep
re
lgh
mlh

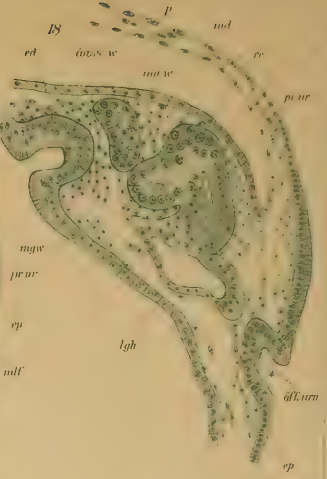
16


ed
ep
md
prur
f
w

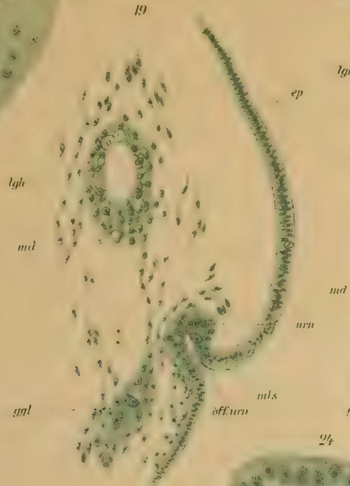
17


äuss w
mnw
re
ed
lgh
mdr
mlf
mlh

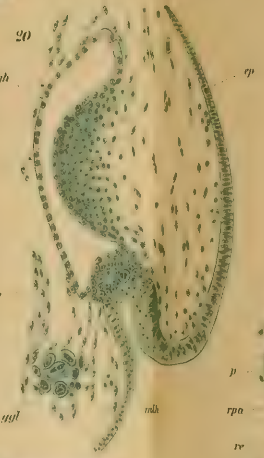
18


p
md
ed
äuss w
mnw
re
prur
mgw
prur
ep
lgh
öff.urn
ep

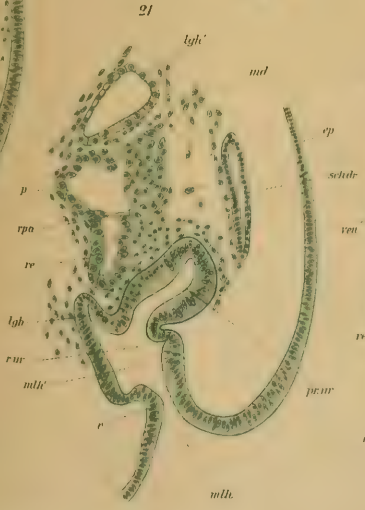
19


lgh
ep
md
md
urn
ggl
mls
öff.urn

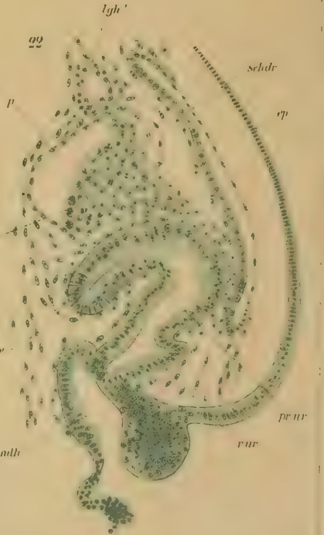
20


lgh
ep
ggl
mlh

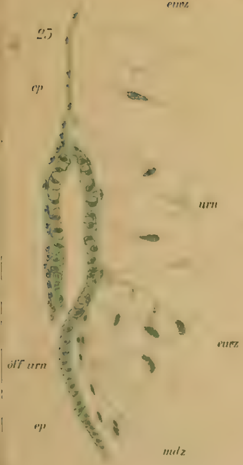
21


lgh'
md
ep
schdr
p
rpa
re
lgh
rur
mlh'
r
prur
mlh

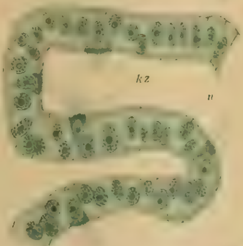
22


lgh'
schdr
ep
p
ven
re
prur
rur
mlh

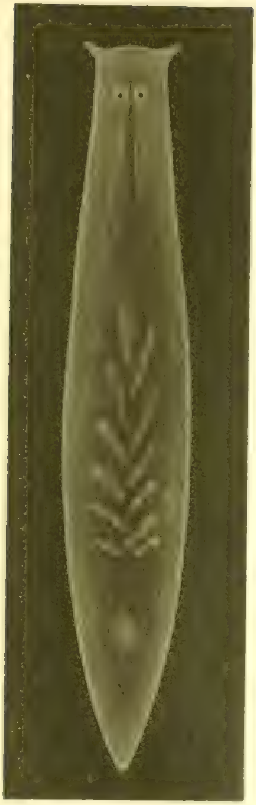
23

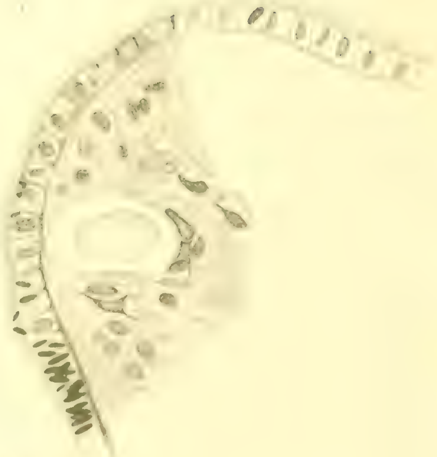

euez
ep
urn
euez
öff urn
ep
mdz

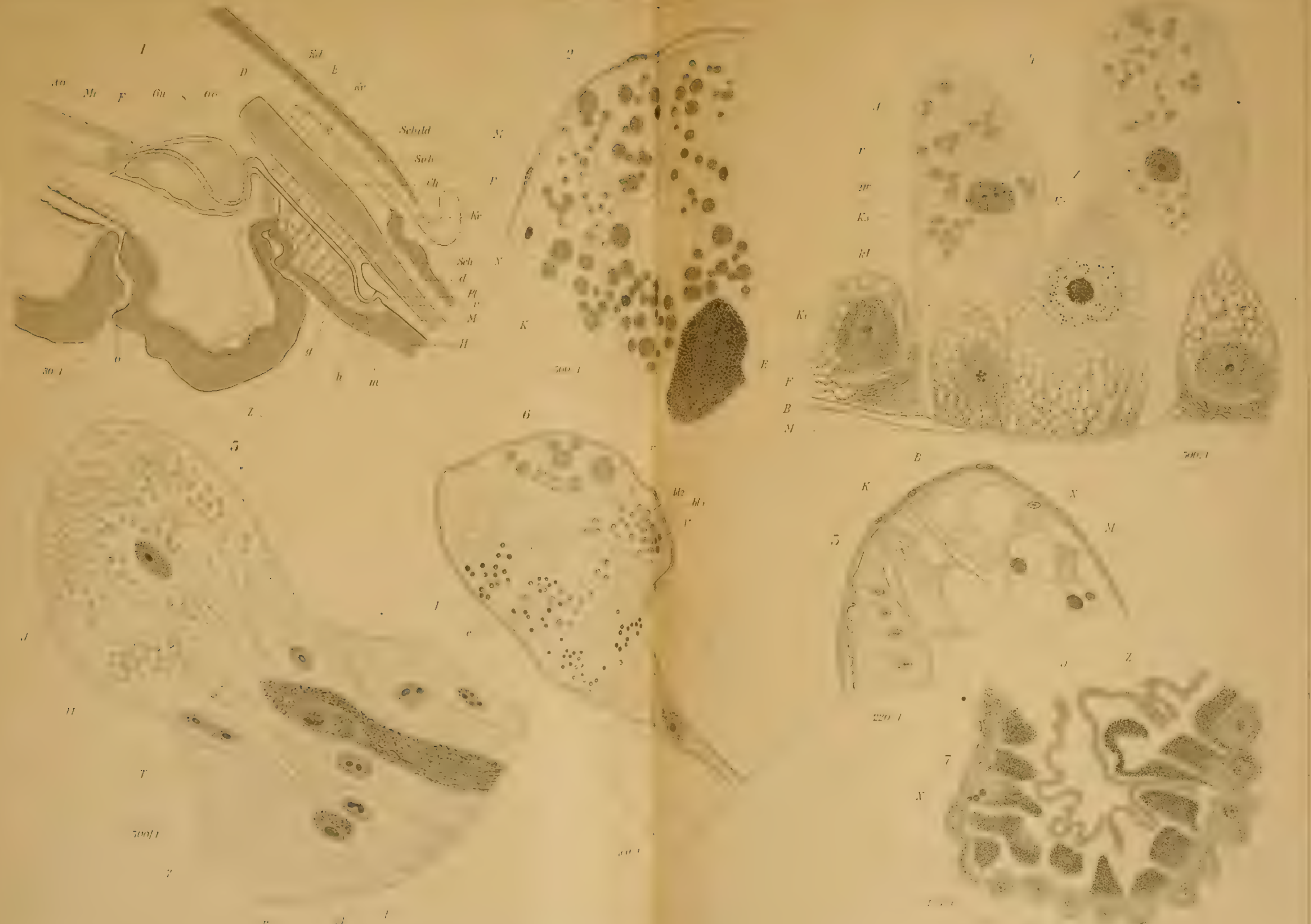
24



1

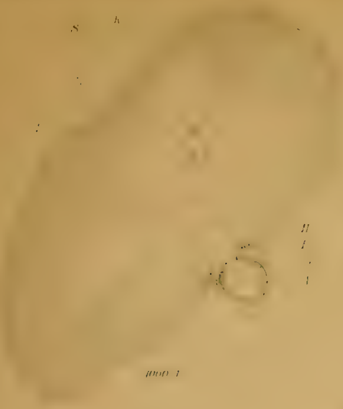




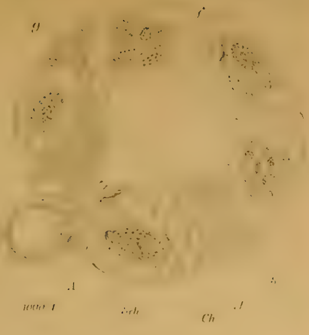

1
An
Mi
F
Gu
Oe
D
Kd
E
Kr
Schild
Sch
Ch
Kr
Sch
d
Pl
v
M
H
g
h
m
o
30/1
Z
2
N
P
N
K
E
700/1
4
J
r
gr
Ks
kl
Ki
F
B
M
l
r
700/1
3
J
H
T
700/1
B
J
I
6
bl2
bl1
P
J
c
700/1
E
K
N
M
5
J
Z
220/1
7
N

Wilh. Engelmann

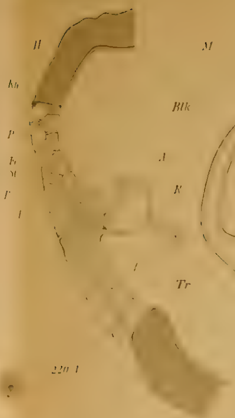
8



9

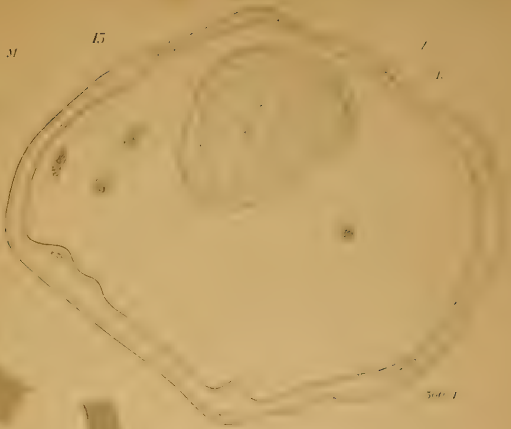


A
Sch
Ch
1000/1



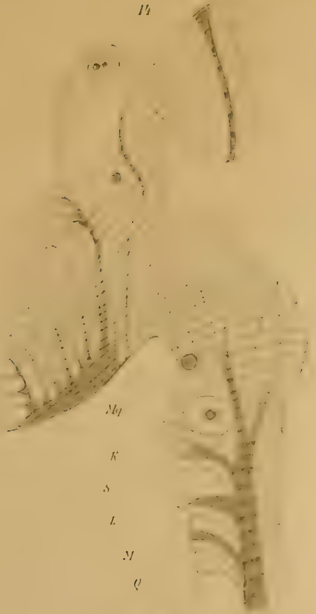
H
M
Blk
P
K
Tr
220/1

13



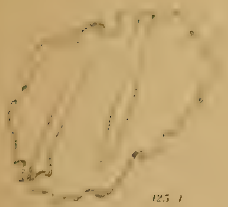
12

14

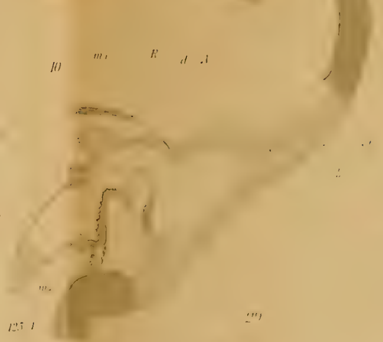


Mg
K
S
L
M
Q
1000/1

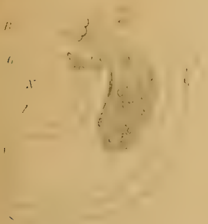
15



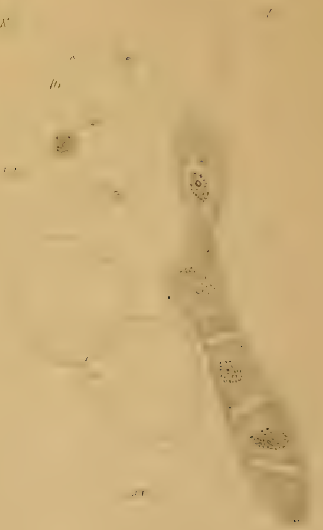
10



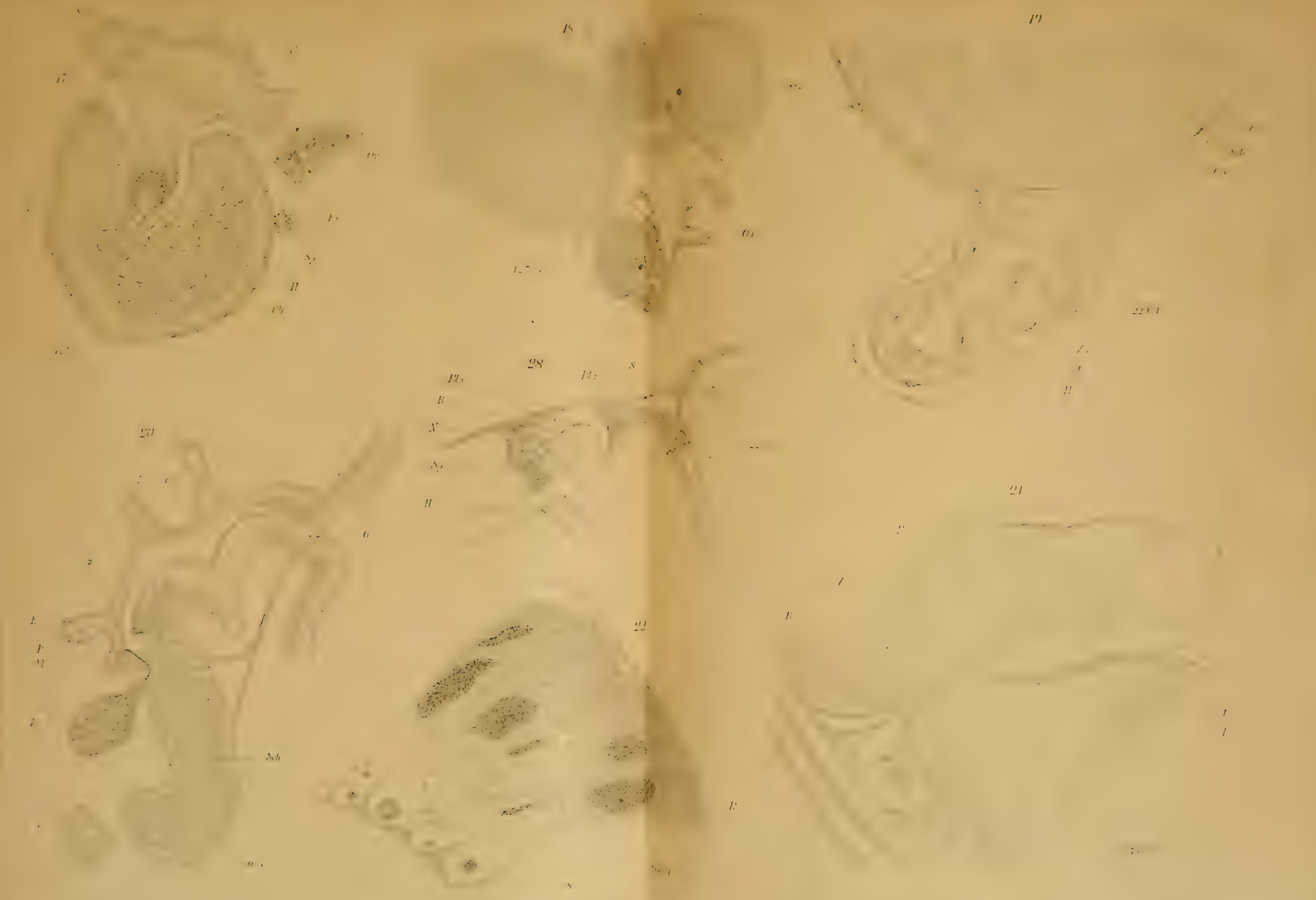
20



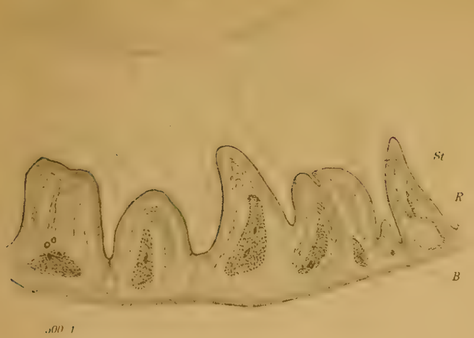
16



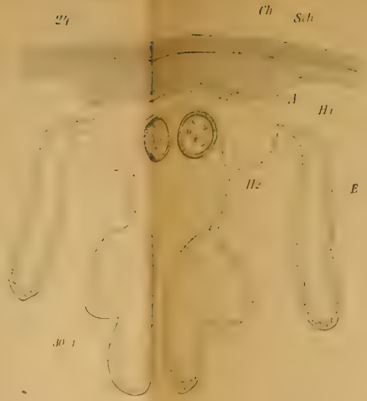
Wilhelm Engelmann in Leipzig


17
18
19
20
21
22
28
Ov
Fr
Sp
H
Ch
Bl
B
N
S
Sch
E
P
M
K
R
G

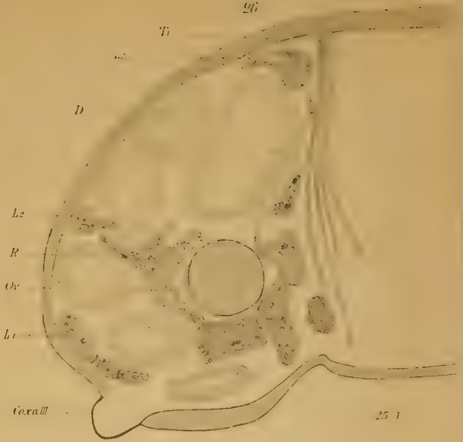
23


S
J
S
St
R
B
500/1

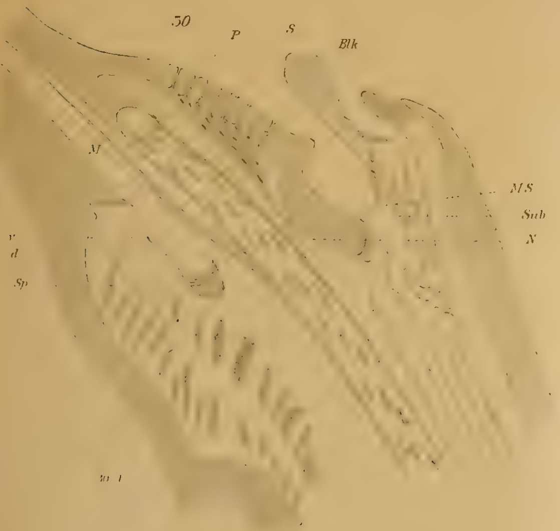
24


Ch
Sch
A
H1
H2
E
30/1

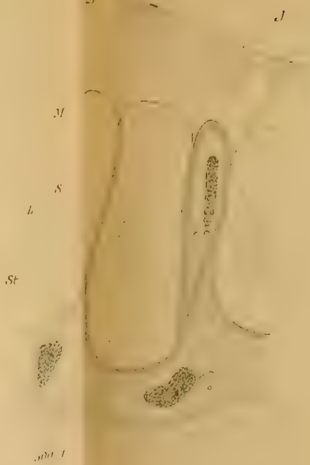
26


Ti
D
L2
R
Ov
L1
Coxa III
25/1

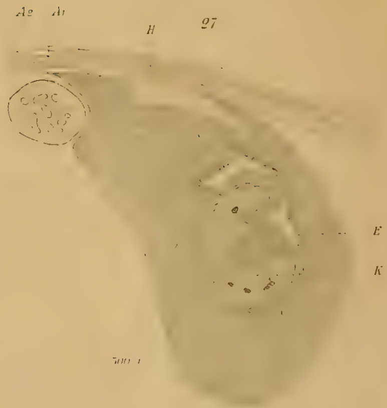
30


P
S
Blk
M
M.S
Sub
N
v
d
Sp
30/1

25


J
M
S
L
St
500/1

27


A2
A1
H
E
K
500/1

Werner u. Engelmann

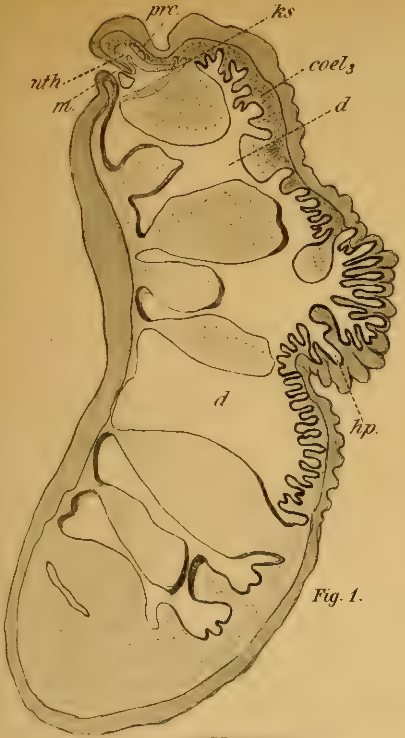

prc.
ks
nth
m.
coel3
d
d
hp.

Fig. 1.

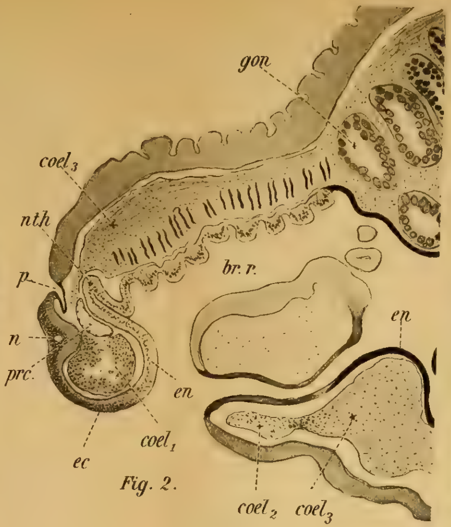

gon
coel3
nth
p
n
prc.
br. r.
en
en
ec
coel1
coel2
coel3

Fig. 2.

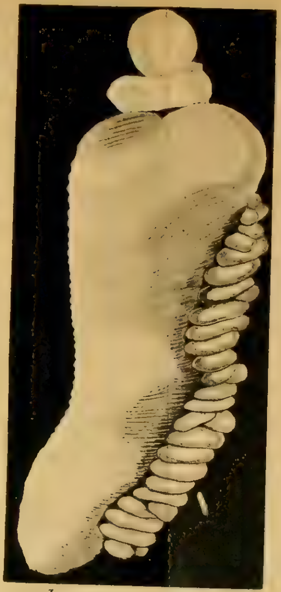


Fig. 3.

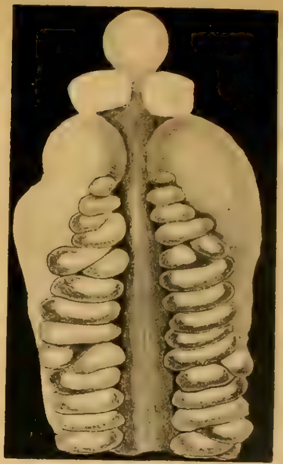


Fig. 4.

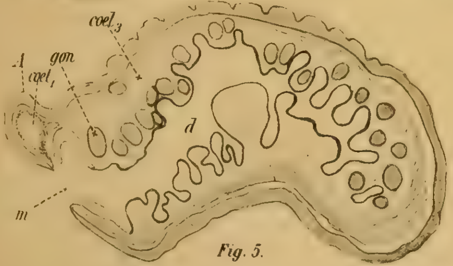

coel3
A
coel1
gon
d
m

Fig. 5.

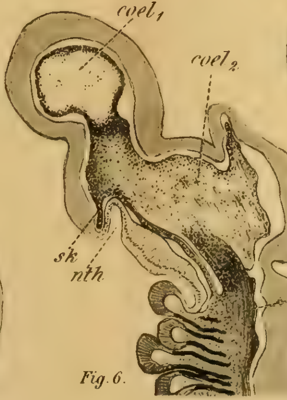

coel1
coel2
sk
nth
coel3

Fig. 6.

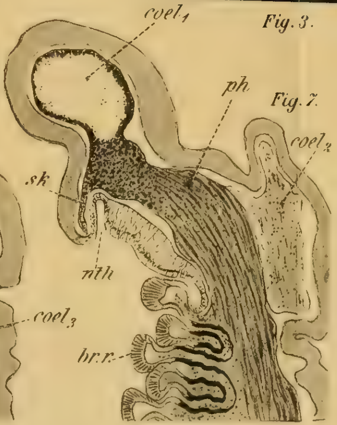

coel1
ph
coel2
sk
nth
br.r.

Fig. 7.

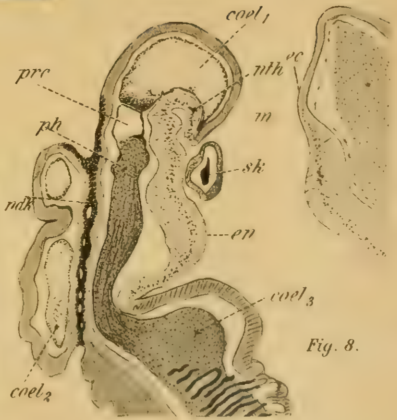

coel1
prc
nth
ec
m
ph
sk
ndk
en
coel3
coel2

Fig. 8.

Verlag von Wilhelm Engelmann Leipzig

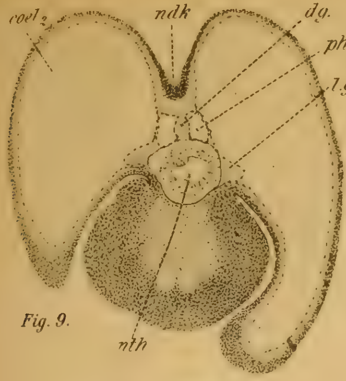

coel$_2$
ndk
dg.
ph.
l.g.
nth

Fig. 9.

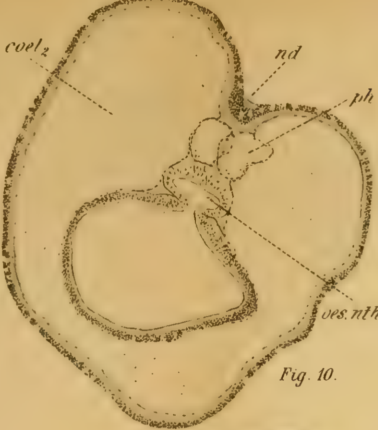

coel$_2$
nd
ph
oes. nth.

Fig. 10.

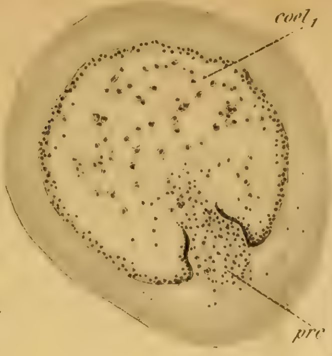


Fig. 11.

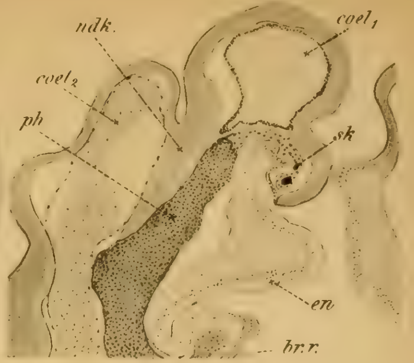

ndk.
coel$_1$
coel$_2$
ph
sk
en
br.r.

Fig. 12.

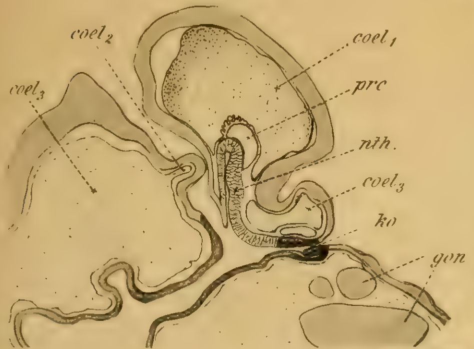

coel$_2$
coel$_1$
coel$_3$
prc
nth.
coel$_3$
ko
gon

Fig. 13.

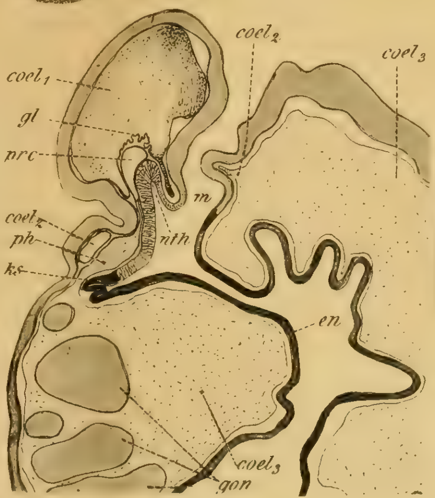

coel$_2$
coel$_3$
coel$_1$
gl
prc
m
coel$_2$
ph
nth
ks
en
coel$_3$
gon

Fig. 14.

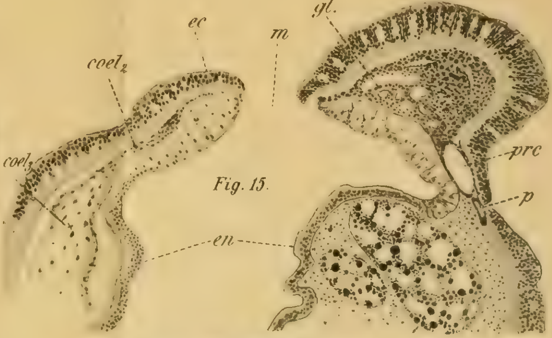

gl.
ec
m
coel$_2$
prc
coel$_3$
p
en
en

Fig. 15.

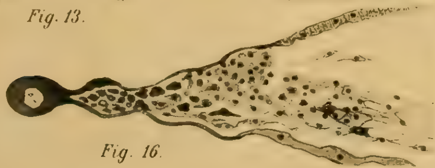


Fig. 16.

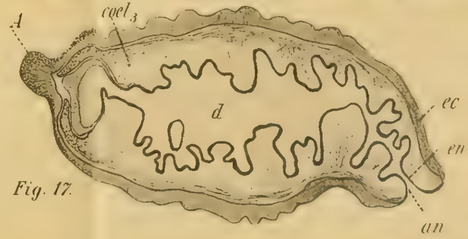

A
coel$_3$
d
ec
en
an

Fig. 17.

Verlag v. Wilhelm Engelmann Leipzig

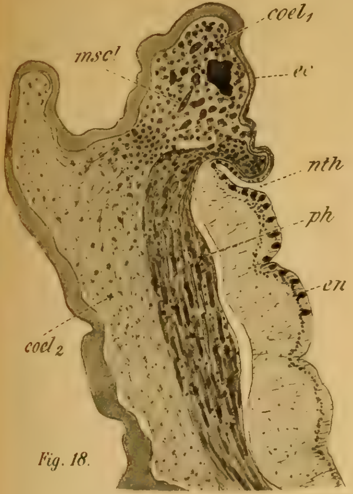

coel₁
mscl
ec
nth
ph
en
coel₂

Fig. 18.

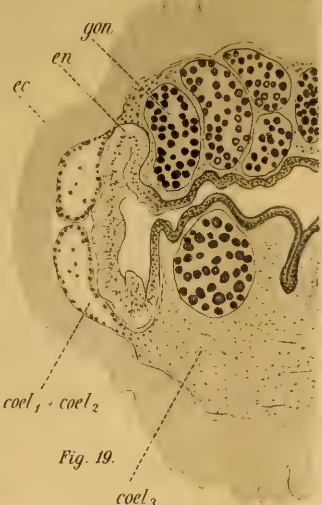

gon
en
ec
coel₁ + coel₂
coel₃

Fig. 19.

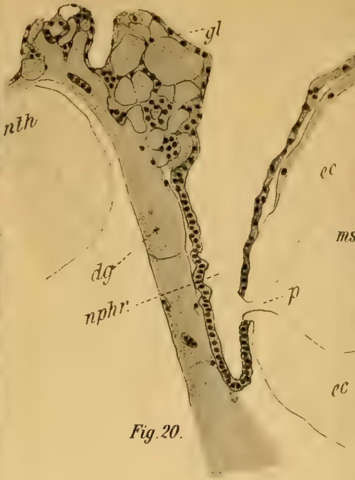

gl
nth
ec
dg
nphr.
p
ec

Fig. 20.

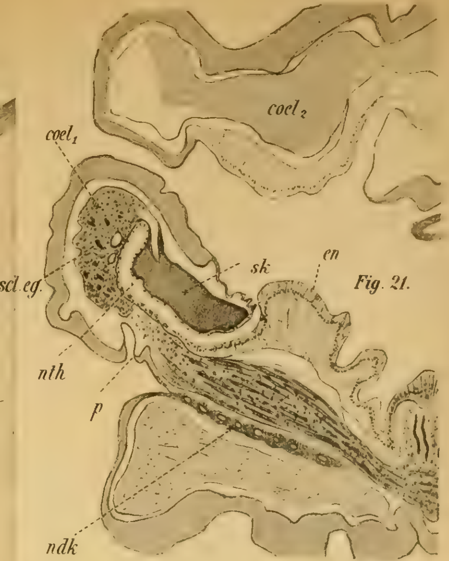

coel₂
coel₁
mscl.eg.
sk
en
nth
p
ndk

Fig. 21.

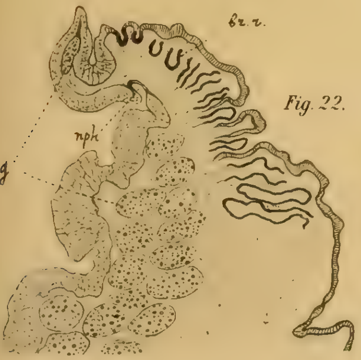


Fig. 22.

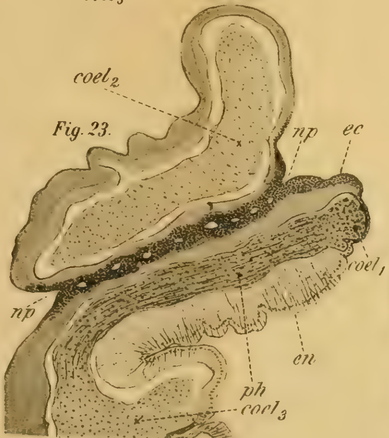

coel₂
np
ec
coel₁
np
en
ph
coel₃

Fig. 23.

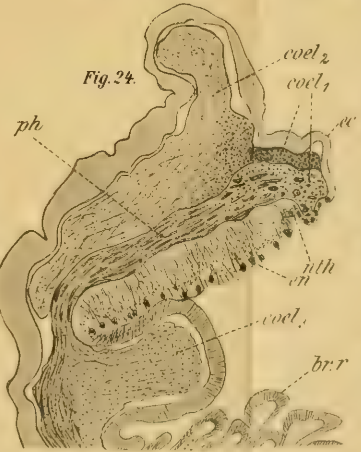

coel₂
coel₁
ec
ph
nth
en
coel₁
br.r

Fig. 24.

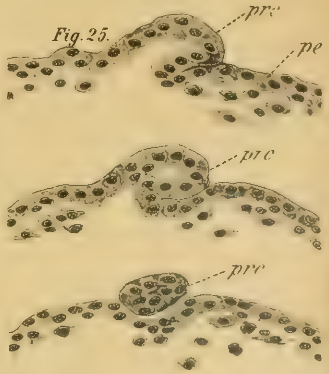

prc
pe
prc
prc

Fig. 25.

Verlag von Wilhelm Engelmann Leipzig

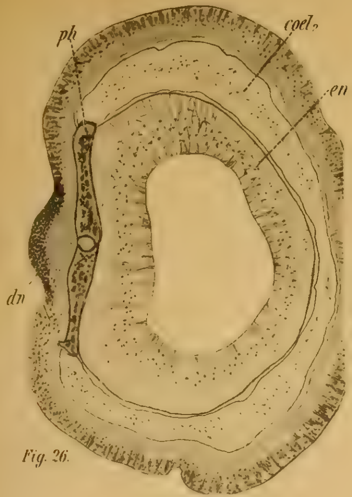

ph
coel₂
en
dn

Fig. 26.

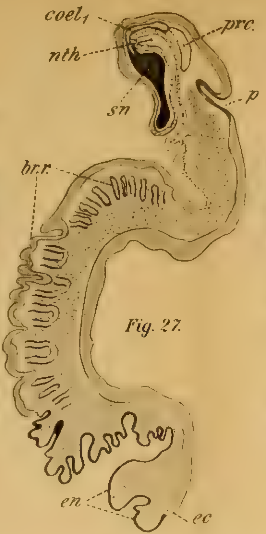

coel₁
prc.
nth
sn
p
br.r.
en
ec

Fig. 27.

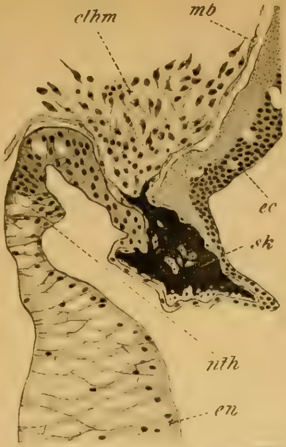

clhm
mb
ec
sk
nth
en

Fig. 28.

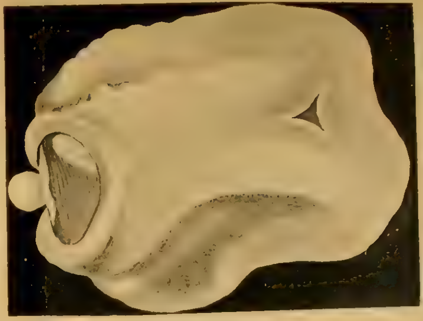


Fig. 29.

Fig. 30.

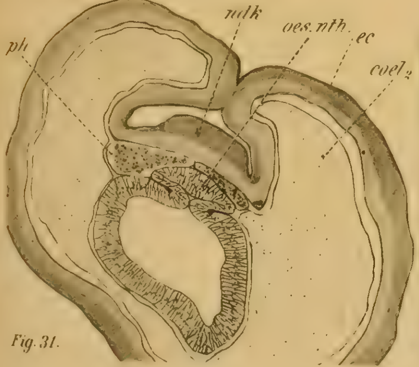

ph
ndk
oes. nth
ec
coel₂

Fig. 31.

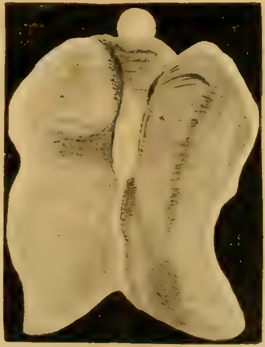


Fig. 32.

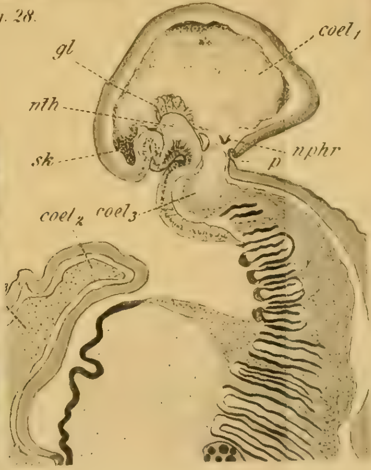

gl
coel₁
nth
nphr
sk
p
coel₂
coel₃

Fig. 33.

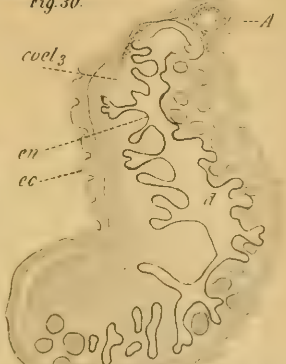

A
coel₃
en
ec
d

Fig. 34.

Wilhelm Engelmann

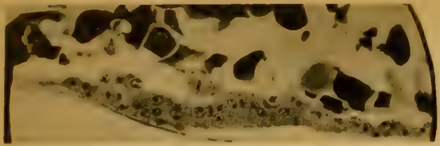


Fig. 1.

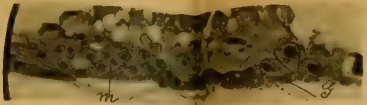


Fig. 2.

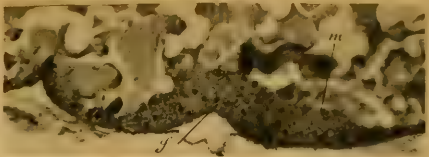


Fig. 3.

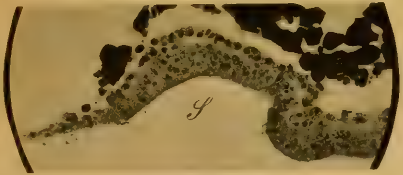


Fig. 4.

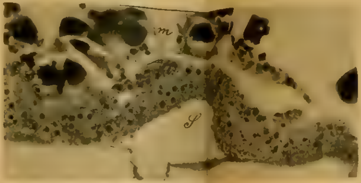


Fig. 5

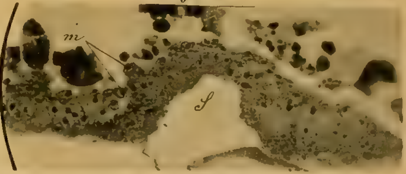


Fig. 6.

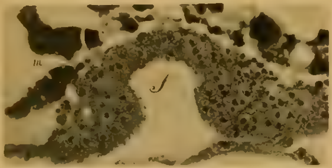
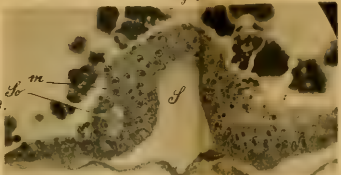
Fig. 7.


Fig. 8.


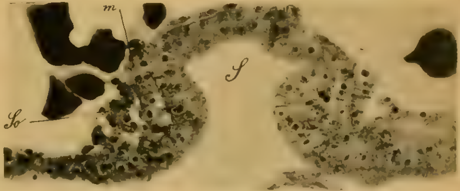
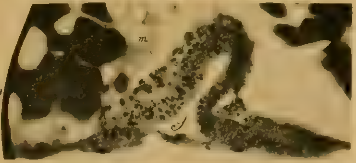


Fig. 9.

Fig. 10


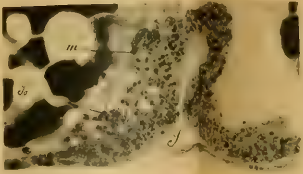


Fig. 11.

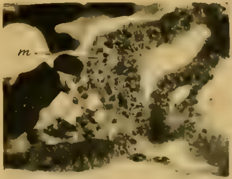


Fig. 12.

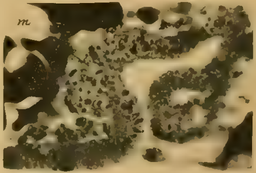


Fig. 13.

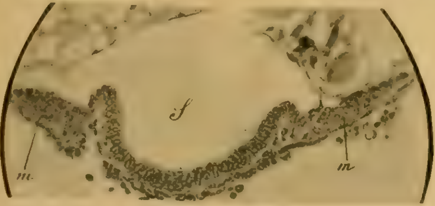


Fig. 14.

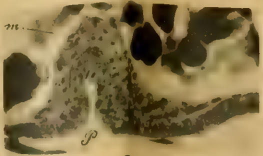


Fig. 15.

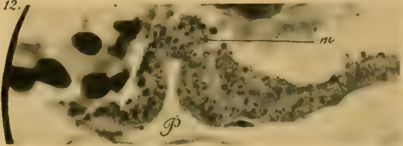


Fig. 16.

A.J. nat. photogr.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

Lichtdruck von C.G. Röder G.m.b.H. Leipzig

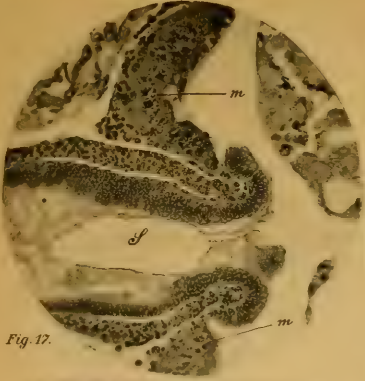


Fig. 17.

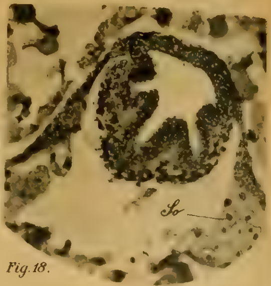


Fig. 18.

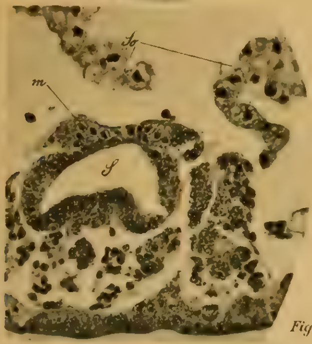
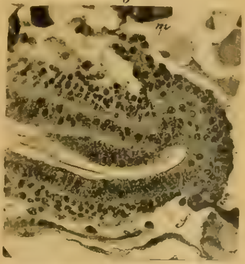


Fig. 19.

Fig. 20.



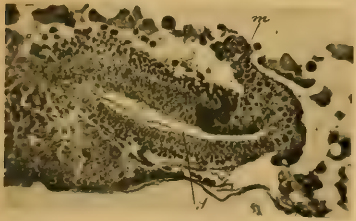


Fig. 21.

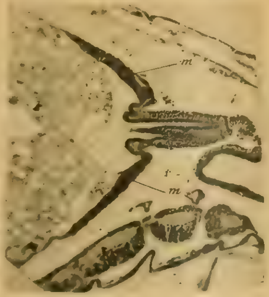


Fig. 22.

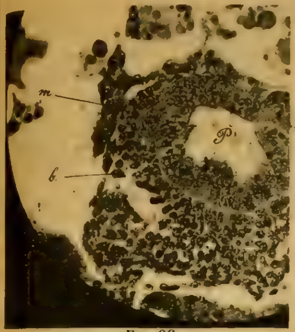


Fig. 23.

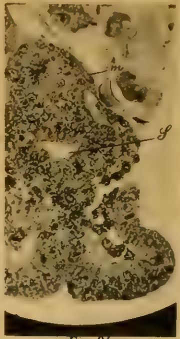


Fig. 24.

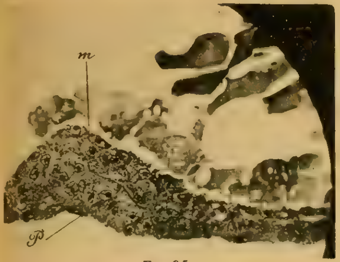


Fig. 25.

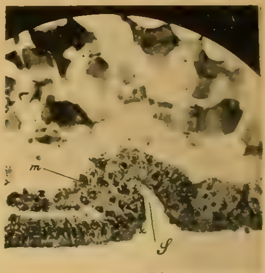


Fig. 26.

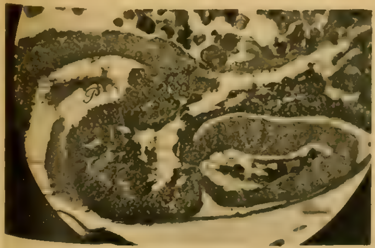


Fig. 27.

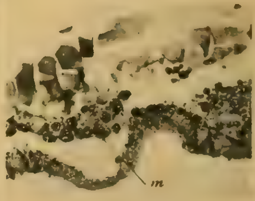
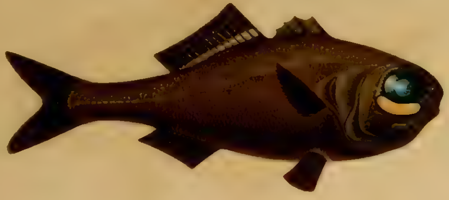
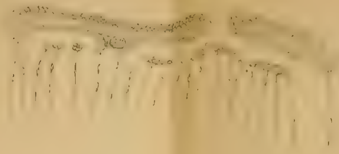


Fig. 28.

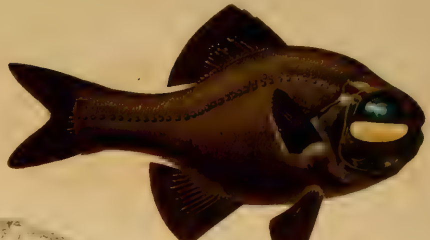
Wilhelm Engelmann [illegible]



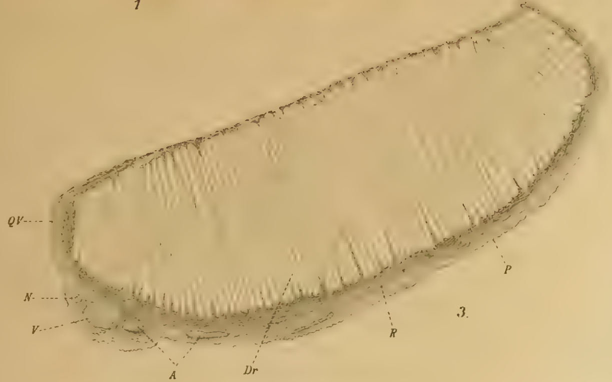
1



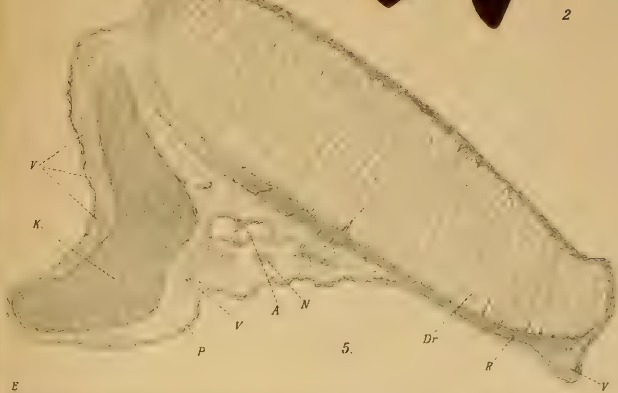
7



2

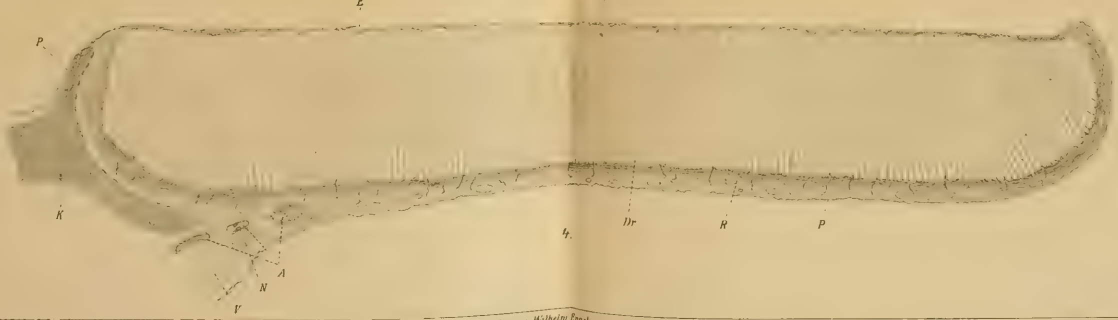


3.



V
K.
P
V
A
N
Dr
R
V

5.



E
E
P
K
A
N
V
Dr
R
P

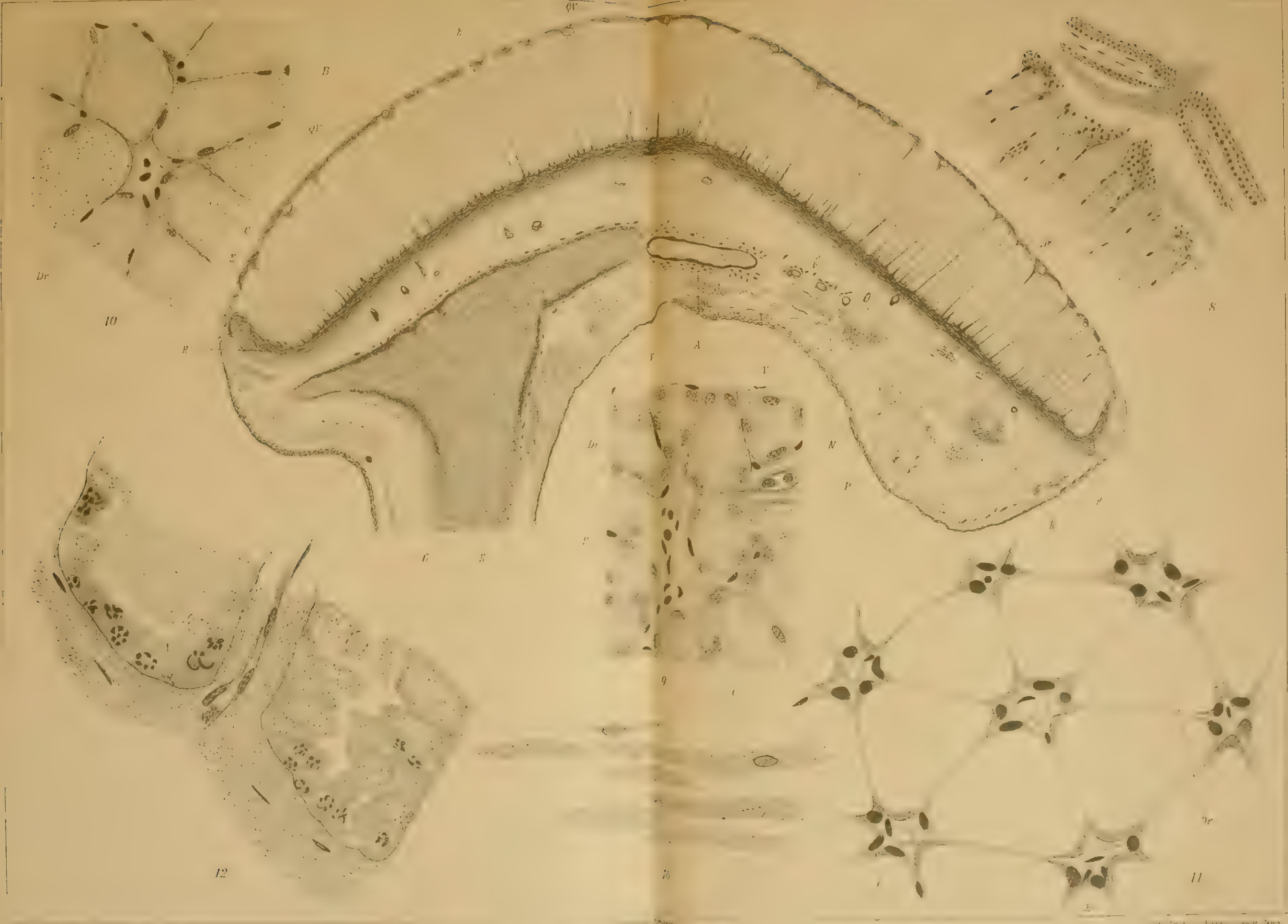
4.

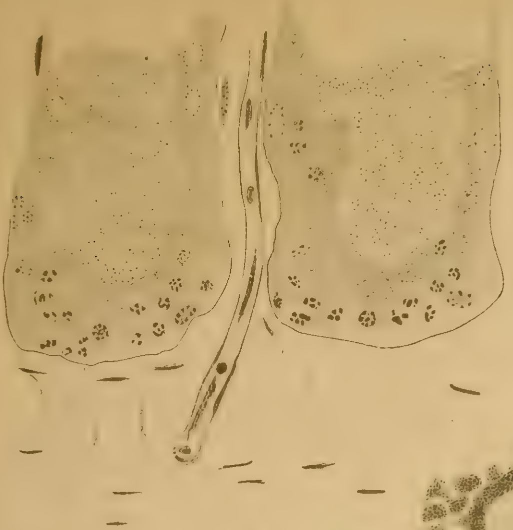
Steche

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

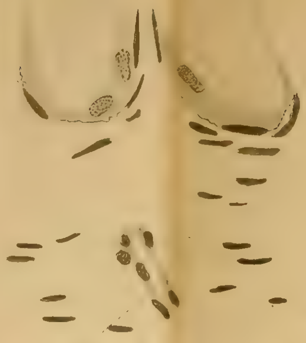
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. XCIII. Taf. XX.

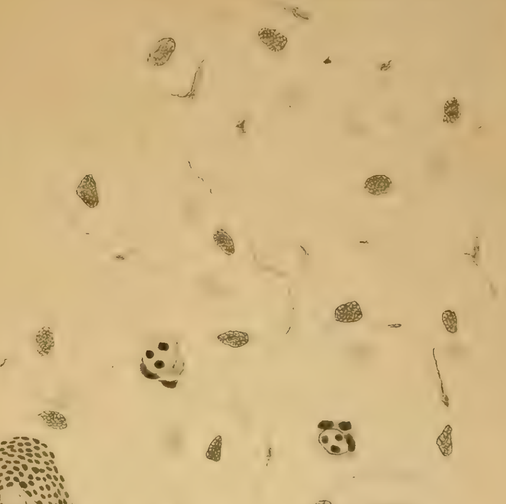

QV
k
B
QV
C
E
Dr
10
R
A
V
V
Dr
N
P
P
k
G
E
S
Dr
9
12
13
11
Dr



13

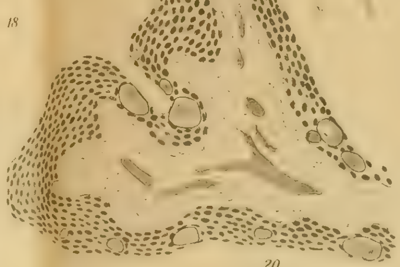


15

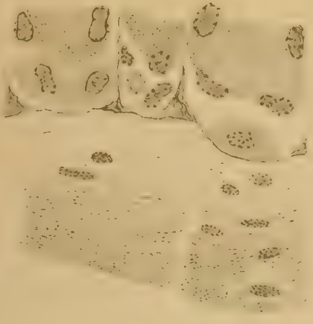


17.

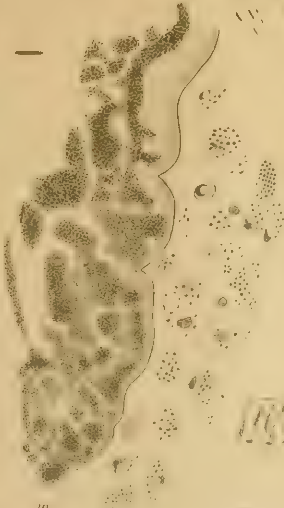
18



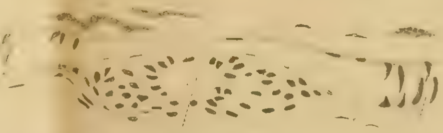
20



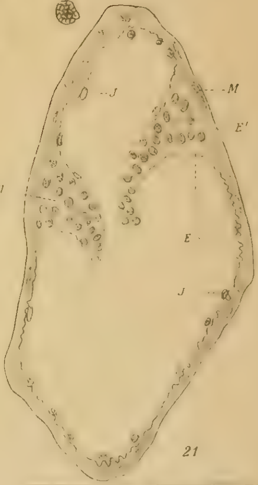
14



19



22

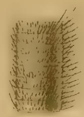


21

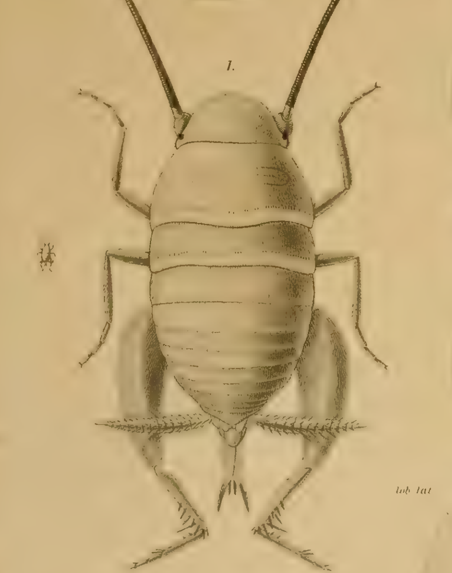
W. Engelmann

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

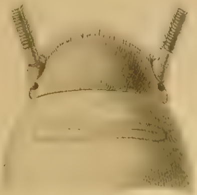
3a.



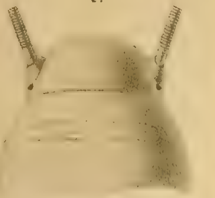
1.



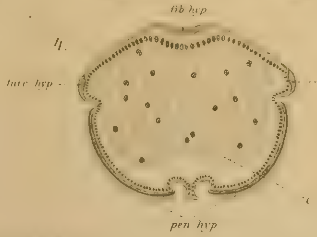
3.



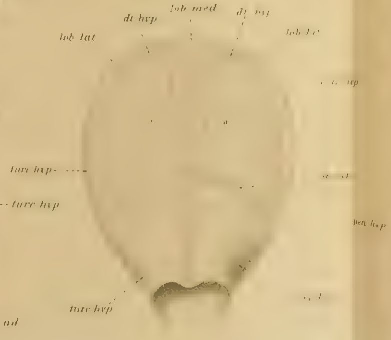
2.



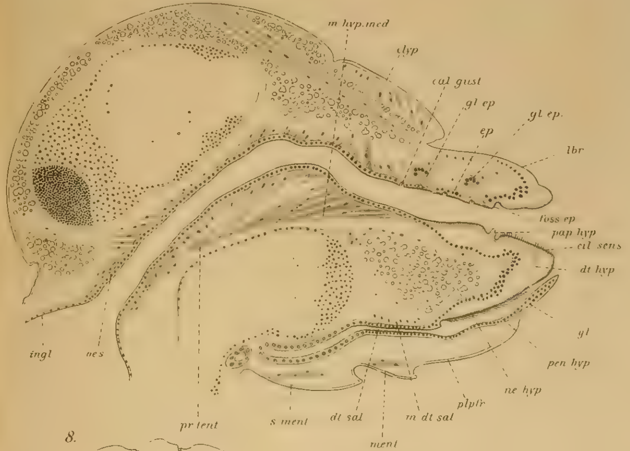
4.


fib hyp
turc hyp
turc hyp
c ad
pen hyp

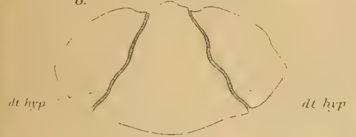
5.


lob lat
dt hyp
lob med
dt hyp
lob lat
turc hyp
hyp
pen hyp
turc hyp

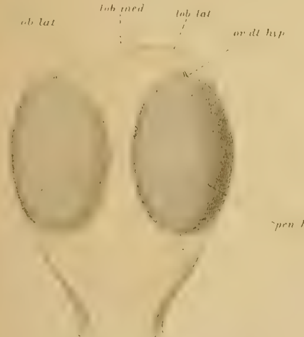
7.


m hyp.med
clyp
cal gust
gl ep
gl ep.
ep
lbr
foss ep
pap hyp
cil sens
dt hyp
gl
pen hyp
ne hyp
plptr
m dt sal
ment
dt sal
s ment
pr tent
ingl
oes

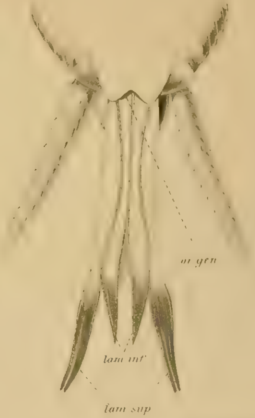
8.


dt hyp
dt hyp

6.


ob lat
lob med
lob lat
or dt hyp
pen hyp

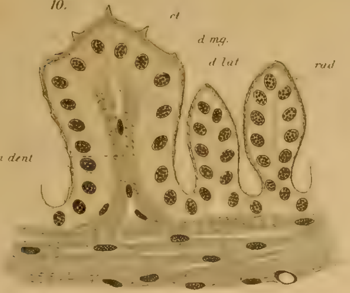
9.


m gen
lam inf
lam sup

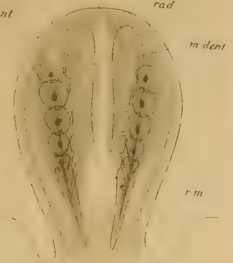
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

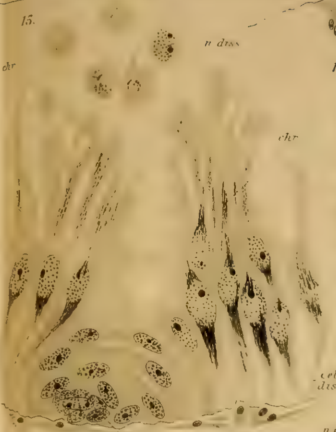
10.


ct
d mg.
d lat
rad
m dent
r m

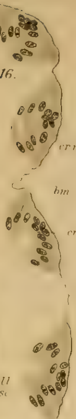
12.


m dent
rad
m dent
r m

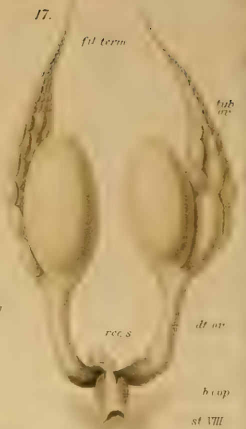
15.


n diss
chr
chr
cell disc
m

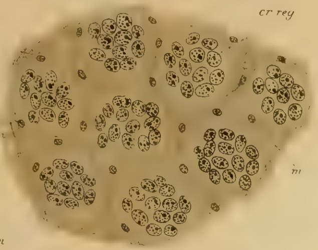
16.


cr reg
bm
cr reg
bm

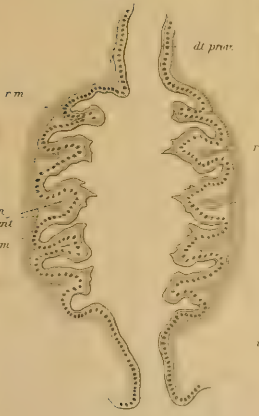
17.


fil term
tub ov
rec s
dt ov
h cop
st VIII

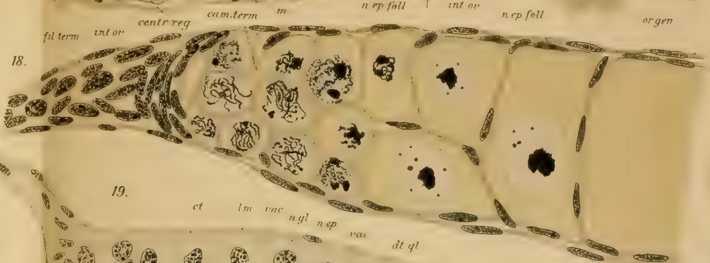
13.



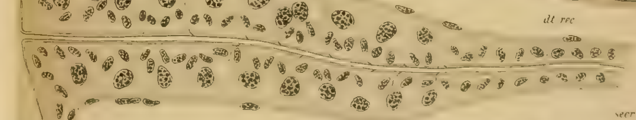
11.


dt prov
r m
r m
m dent
m dent
r m
ventr

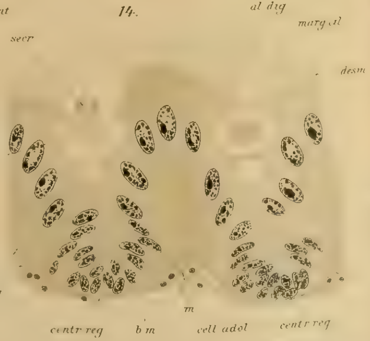
18.


n ep foll
int ov
n ep foll
or gen
fil term
int ov
centr reg
cam. term
m

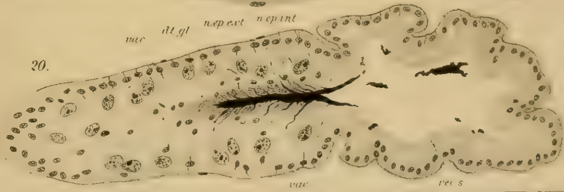
19.


ct
l m
vac
n gl
n ep
vac
dt gl
dt rec
t
rec s
l m

14.

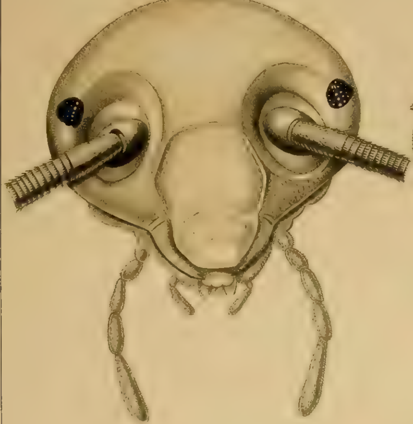

al dig
marg gl
m dent
secr
desm
vac
cell ad
centr reg
b m
m
cell adol
centr reg

20.

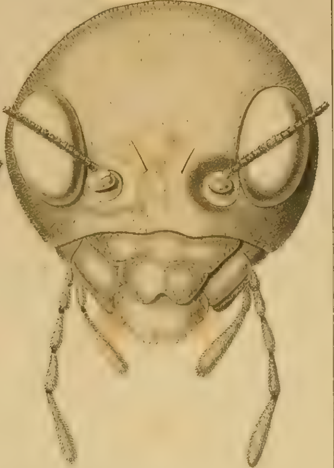

secr
vac
dt gl
n ep ext
n ep int
vac
rec s

Lith Anst v. [illegible] Leipzig

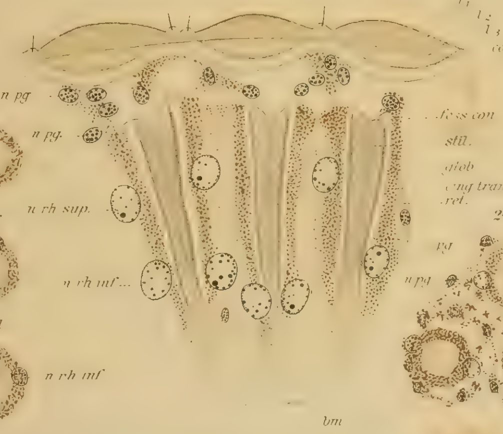
21.



22.

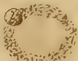


23.

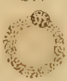


l₁
l₂
l₃
cont.
n pg
n pg.
fess con
stil.
glob
eng transm
ret.
n rh sup.
pg
n rh inf...
n pg
bm

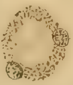
24ᵇ



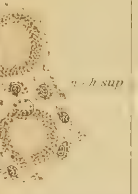
24ᶜ



24ᵈ

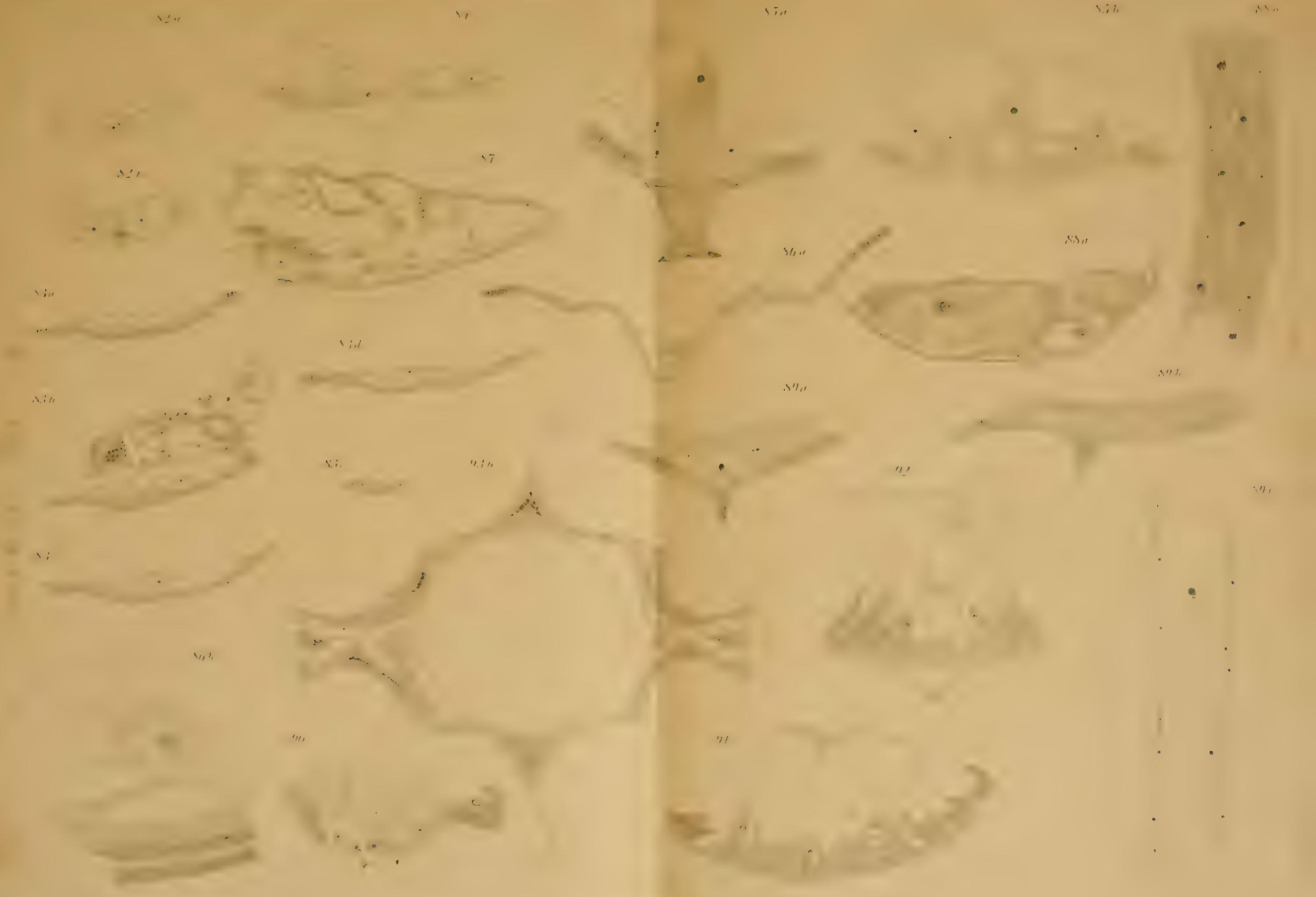


24ᵃ



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

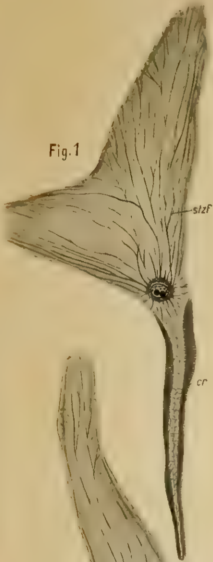
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig


82a
84
85a
85b
88c
82b
87
86a
88a
83a
83d
89b
83b
89a
85c
93b
92
89c
83c
86b
90
91

93a
102a
102c
96
94
95
101a
100a
101b
97a
100b
103a
102b
97b
98
104
105

Wilhelm Engelmann

Fig. 1



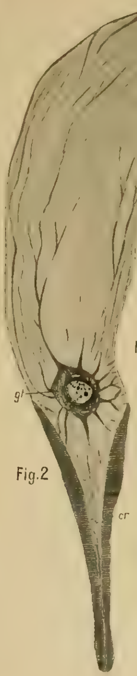
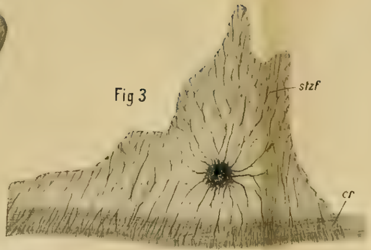


Fig. 2

Fig 3



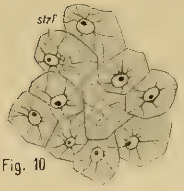


Fig. 10

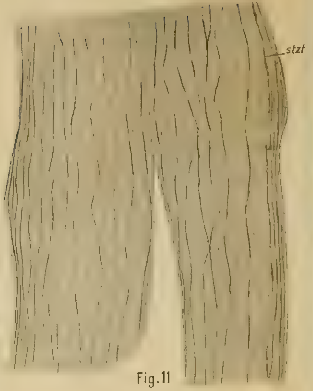


Fig. 11

Fig. 4

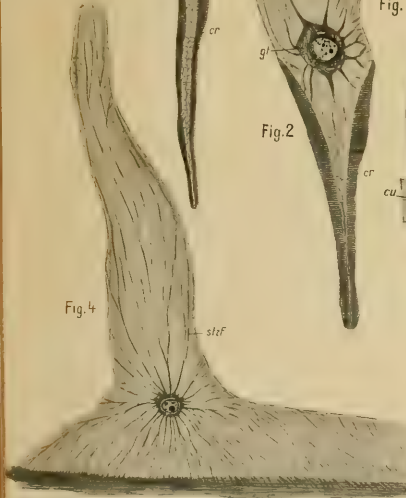


Fig. 5

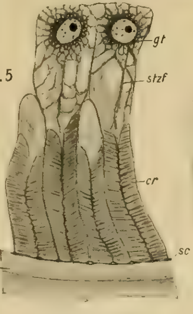

gt
stzf
cr
sc
cu

Fig. 6

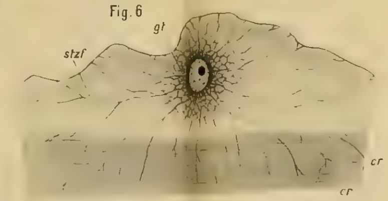
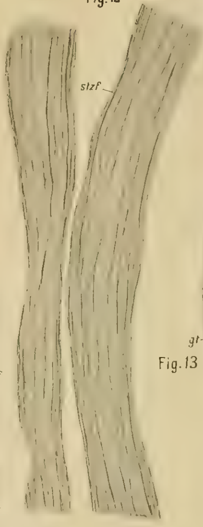

gt
stzf
cr
cr

Fig. 12



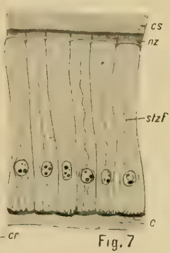

cs
nz
stzf
c
cr

Fig. 7

Fig. 8

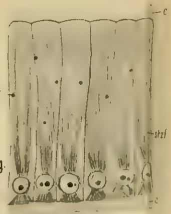
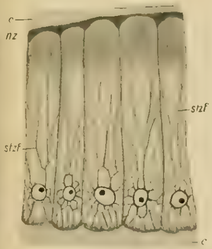


Fig. 9


c
nz
stzf
stzf
c

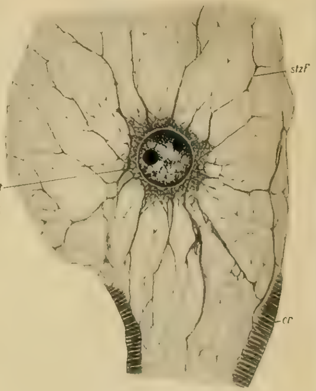


Fig. 13

Bilek del.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

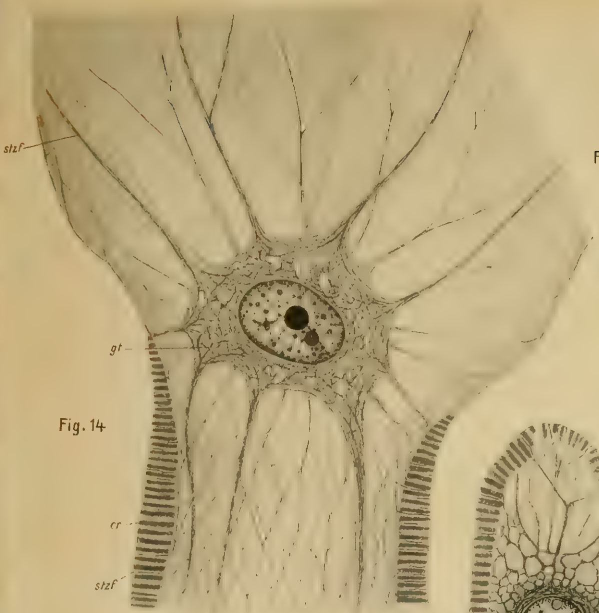

stzf
gt
cr
stzf

Fig. 14

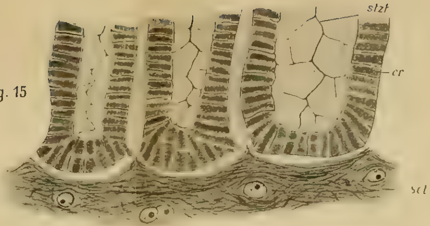


Fig. 15

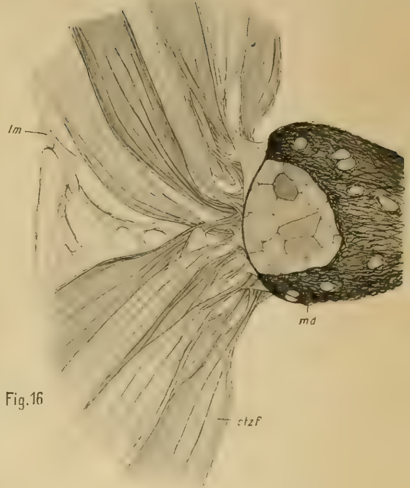


Fig. 16

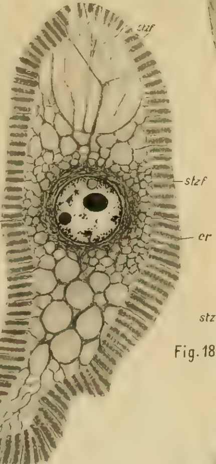

stzf
stzf
gt
cr

Fig. 17

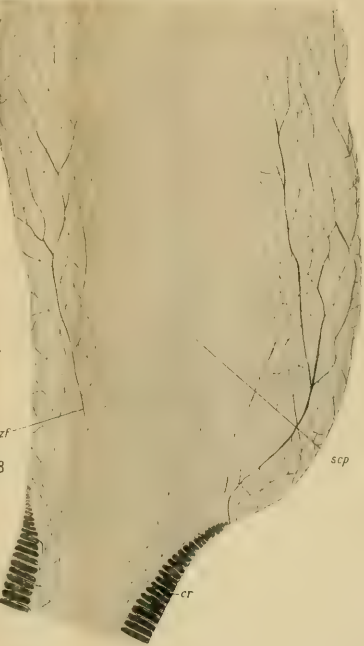


Fig. 18

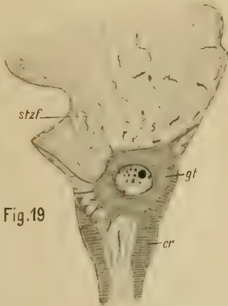


Fig. 19

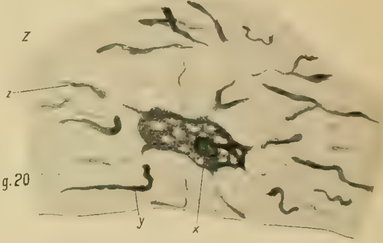
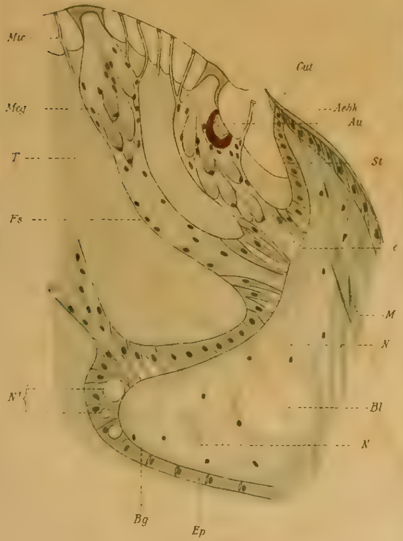


Fig. 20

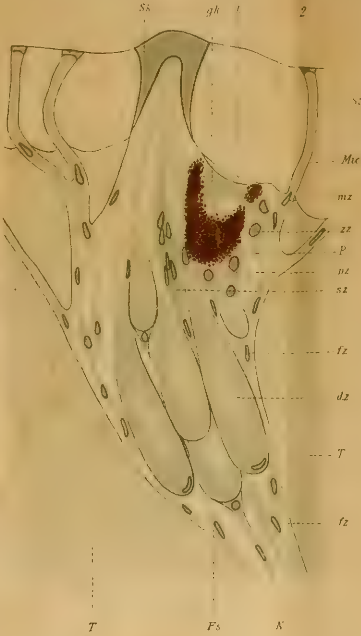
Bilek del.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

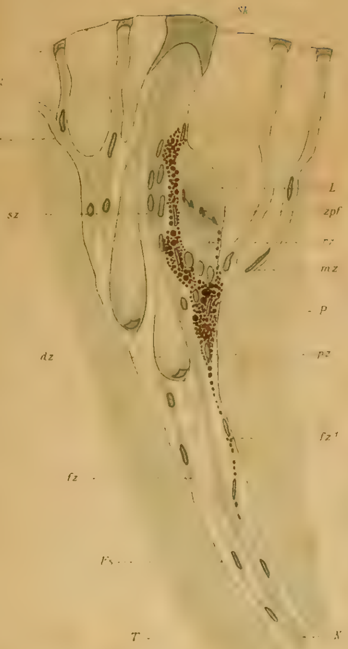
1.


Mic
Meg
T
Fs
N¹
Bg
Ep
Cut
Aehk
Au
St
c
M
N
Bl
N

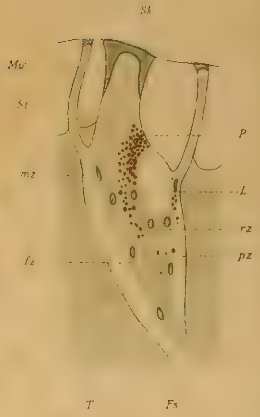
2


Sk
gk
L
St
Mic
mz
zz
P
pz
sz
fz
dz
T
fz
T
Fs
N

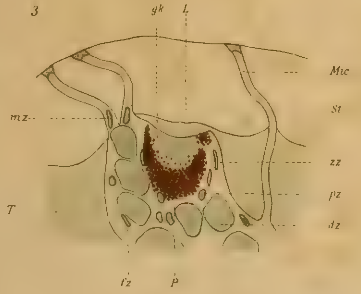
5


Sk
sz
dz
fz
Fs
T
L
zpf
rz
mz
P
pz
fz¹
N

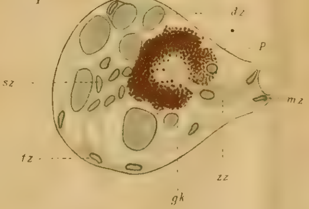
8


Sk
Mic
St
mz
fz
T
Fs
P
L
rz
pz

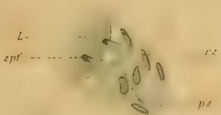
3


gk
L
Mic
St
mz
zz
pz
dz
T
fz
P

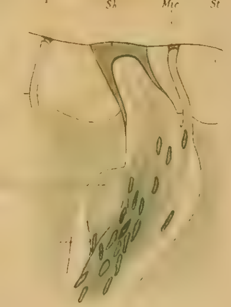
4


dz
P
sz
mz
fz
zz
gk

6



7


Sk
Mic
St
L
lz
T

M Nowikoff gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith Anst v Johannes Arndt, Jena

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01442

1798